ACTA HORTI BERGIANI. BAND 13. N:O 1.

KRITISCHE UND REVIDIERENDE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS VORKOMMEN DES ADOXA-("LILIUM"-) TYPS

VON

FOLKE FAGERLIND
PHIL. DR.

UPPSALA 1939
ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

Kritische und revidierende Untersuchungen über das Vorkommen des *Adoxa*= (»*Lilium*»=) Typs.

Von

FOLKE FAGERLIND.

Mit 12 Bildern im Text.

Unter den Embryosacktypen, die sich dadurch auszeichnen, dass der Embryosack von vier Sporenkernen gebildet wird, die sog. tetrasporischen Typen, wurde seit mehreren Jahren derjenige als der häufigste betrachtet, bei welchem die Entwicklung bereits nach drei Teilungsschritten abgeschlossen ist. Ein derartiger Embryosack ist, falls keine besonderen Komplikationen eintreten, in vollständig ausgebildetem Zustand 8-kernig. Dieser Typ wurde ungefähr gleichzeitig von JÖNSSON (1879—80) bei *Adoxa* und von TREUB und MELLINK (1880) bei *Lilium* und *Tulipa* entdeckt und wurde bis zum Jahr 1928 in der botanischen Literatur allgemein als *Lilium*-Typ bezeichnet. In dem ebenerwähnten Jahr wies BAMBACIONI (1928) bei den Liliazeen einen neuen Embryosacktyp nach, der erst *Euphorbia dulcis*-Typ, später *Fritillaria*-Typ genannt wurde. Hier war der Embryosack von tetrasporischem Ursprung; in der vierkernigen Coenomakrospore waren jedoch früher oder später die Kerne in der Weise verteilt, dass ein Sporenkern sich im mikropylaren und drei mehr oder weniger nahe beieinander liegende Kerne in dem entgegengesetzten Pol befanden. Diese Kernstellung wurde als 1 + 3 Stellung bezeichnet. Während der nächsten Teilungsphase verschmolzen die drei unteren Kerne miteinander, so dass sich am Ende der Teilung aus ihnen zwei triploide Kerne gebildet hatten. Für diesen Verlauf werde ich im folgenden die Bezeichnung BAMBACIONI-Phänomen anwenden. Durch eine weitere Teilung, die letzte, wurde der Embryosack dann 8-kernig. Die Entwicklung dieses tetrasporischen Embryosackes war also erst nach vier Teilungsschritten zum Abschluss gekommen. Da der Ausdruck *Lilium*-Typ in seiner alten Bedeutung jetzt nicht mehr anwendbar war, schlug BAMBACIONI stattdessen den Namen *Adoxa*-Typ vor, für den jedoch erst der Beweis erbracht werden musste, dass die Entwicklung bei *Adoxa* richtig beschrieben war. Dass der Verlauf der Embryosackentwicklung bei *Adoxa* von JÖNSSON richtig dargestellt worden war,

hatte LAGERBERG (1909) bestätigt. Da diese Nachuntersuchung jedoch vor der Veröffentlichung von BAMBACIONI's Arbeit ausgeführt worden war, war ausserdem noch eine weitere Untersuchung erwünscht. Der Verfasser untersuchte daher LAGERBERG's Präparate und konnte nachweisen (FAGERLIND 1938), dass seine Ergebnisse ganz richtig sind.

Kürzlich suchte ich (FAGERLIND 1938) den Beweis dafür zu liefern, dass die meisten behaupteten Fälle des *Adoxa*-Typs durch unzureichende Interpretierung bedingt sind und dass aus diesem Grunde die Ansicht, dass dieser Typ verhältnismässig häufig sei, bedeutend übertrieben ist. Die falschen Deutungen sollen in mehreren Fällen darauf beruhen, dass das Vorhandensein des BAMBACIONI-Phänomens nicht beobachtet wurde, in vielen Fällen auch darauf, dass ein unzureichendes Material untersucht wurde, weshalb eventuell vorliegende Zelldyaden oder -tetraden übersehen wurden. Starke Gründe für den Verdacht einer falschen Erklärung liegen dort vor, wo im Dyadenstadium eine deutlich bipolare Organisation beschrieben wird, bei welcher die zwei Kerne an den beiden Enden der Zelle durch eine zentrale Vakuole voneinander getrennt sind. Eine Vakuolenbildung tritt nämlich mit wenigen Ausnahmen (wo sie vielleicht immer schon in der E. M. Z. vorliegt) niemals vor Abschluss der Tetradenteilung ein.

Die Grundlage meiner Ansicht, dass hier früher falsche Erklärungen gegeben wurden, bildeten teils die Ergebnisse neuer in den letzten Jahren veröffentlichter Untersuchungen, teils das Studium der einschlägigen Fachliteratur sowie schliesslich eigene Untersuchungen. Als Ergebnis meiner kritischen Zusammenfassung über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs ging hervor, dass tetrasporische, durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildete Embryosäcke (als normale Erscheinung) mit vollkommener Sicherheit nur bei *Adoxa*, *Plumbagella*, *Plumbago* und vielleicht bei *Ceratostigma* vorkommen (nur bei der ersten von diesen Gattungen findet man jedoch den Entwicklungstyp, der als *Adoxa*-Schema im engsten Sinne zu bezeichnen ist, siehe unten), sowie dass solche Embryosäcke möglicherweise aber nicht beweisbar bei *Limnanthes*, *Sambucus* und *Cocos* auftreten. In sämtlichen anderen beschriebenen Fällen fehlte jeder Grund für die Ansicht, dass der *Adoxa*-Typ als normale Erscheinung vorhanden sei.

Bevor meine obenerwähnte Arbeit fertig gedruckt war (die Veröffentlichung der Abhandlung wurde leider beträchtlich verzögert), erschien jedoch eine kritische Übersicht über die Entwicklungstypen des Embryosackes der Angiospermen von MAHESHWARI (1938), in der natürlich auch eine Zusammenfassung über die bisher bekannten Fälle des *Adoxa*-Typs enthalten ist. An diese Zusammenfassung schliessen sich in der Regel äusserst kurzgefasste Kommentare an. Auch MAHESHWARI kam zu dem Ergebnis, dass die Ansicht über das verhältnismässig häufige Vorkommen des *Adoxa*-Typs bedeutend übertrieben ist. Er fand, dass er als normale Erscheinung nur bei *Ulmus*, *Thesium*, *Limnanthes*, *Armeria*, *Statice*, *Plumbago*, *Adoxa* und *Camassia* vorkommt. Die hier erwähnten Plumbaginazeen müssten jedoch, sagt er, und dies im Hinblick auf die von HAUPT (1934) nachgewiesenen falschen Beschreibungen der Embryologie innerhalb dieser Familie, zur Gewinnung eines absolut sicheren Ergebnisses einer neuen Untersuchung unterworfen werden.

In seiner Übersicht benützt MAHESHWARI den Ausdruck *Adoxa*-Typ in dem Sinne, dass er sich vollständig mit dem Begriff »tetrasporische, durch drei Teilungsschritte entwickelte Embryosäcke» deckt. In meiner Zusammenstellung verfuhr ich auf dieselbe Weise, teilte dann aber den *Adoxa*-Typ in drei Klassen ein, nämlich den *Plumbagella*-Typ, der sich durch das Vorhandensein des BAMBACIONI-Phänomens kennzeichnete, den *Plumbago*-Typ ohne dieses Phänomen und mit tetrapolar ausgebildetem Embryosack und schliesslich den *Adoxa*-Typ im engeren Sinne, der sich von der vorhergehenden Klasse durch seinen bipolaren (normalen) Embryosackbau unterscheidet. Aus dieser Einteilung ergibt sich jedoch eine unglückliche Begriffsdualität. Ebenso verhält es sich bei den tetrasporischen 16-kernigen Embryosacktypen, wo der Ausdruck *Peperomia*-Typ allgemein benützt wurde, teils um alle Formen von derartigen Embryosäcken, teils um nur die bei *Peperomia* vorliegende Variation der erstgenannten Typen zu bezeichnen. SCHNARF (1936) spricht daher einerseits von Embryosacktypen andererseits von Formen von diesen, z. B. dem allen 16-kernigen tetrasporischen Embryosäcken gleichwertigen *Peperomia*-Typ und der *Peperomia*-Form, d. h. der bei *Peperomia* vorkommenden Variation des erwähnten Typs. Meiner Ansicht nach kann diese Terminologie jedoch nicht zur Nachahmung empfohlen werden, da sie leicht zu Verwechslungen führt. Am zweckmässigsten scheint es mir zu sein, stattdessen die Ausdrücke mono-, bi-, und tetrasporische Embryosacktypen als Bezeichnung für die Hauptgruppen zu benützen (diese Einteilung wurde zuerst von CHIARUGI (1927) eingeführt); eine jede von diesen Gruppen wird dann nach der Anzahl Teilungsschritte und nach dem Vorkommen oder Fehlen des BAMBACIONI-Phänomens in Unterabteilungen eingeteilt. Eine Detail-Einteilung erhält man schliesslich, indem man die spezifischen Typnamen einführt. Im folgenden werde ich auf diese Weise verfahren und somit den Ausdruck *Adoxa*-Typ nur in seiner engeren Bedeutung benützen. In der untenstehenden Zusammenfassung sind nicht nur solche Pflanzen, die nach meiner Ansicht dem *Adoxa*-Typ angehören, aufgenommen worden, sondern auch diejenigen, die den *Plumbago*-, *Plumbagella*- oder einen anderen Typ von tetrasporischen, durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildeten Embryosäcken darstellen.

Als ich meine obenerwähnte Zusammenfassung schrieb, stand ich gerade im Begriff eine Reise nach Java zu unternehmen und hatte deshalb keine Zeit, so weitumfassende Untersuchungen, wie sie für die einwandfreie Feststellung, dass alle geschilderten Fälle berücksichtigt waren, erforderlich sind, auszuführen. Es wurde daher darauf hingewiesen, dass die Zusammenfassung nicht als restlos vollständig zu betrachten wäre. Auch MAHESHWARIS Zusammenstellung besitzt nicht diese Eigenschaft. Die beiden Zusammenfassungen ergänzen einander. Im folgenden wird nun eine neue Zusammenfassung gegeben, die gerade unter Zugrundelegung von MAHESHWARIS und meiner obenerwähnten Arbeit zusammengestellt ist und die als annähernd vollständig betrachtet werden könnte. Um Platz zu sparen, wird in den Fällen, wo neue Kommentare nicht notwendig sind, auf die beiden früheren Zusammenstellungen verwiesen. Aus demselben Grunde fehlen auch Hinweise auf die Urquellen; diese sind ebenfalls dort zu finden. Den neuen Kommentaren liegen in mehreren Fällen neue Untersuchungen zugrunde. Das

Material für diese wurde von mir teils in Java, hauptsächlich im Botanischen Garten zu Buitenzorg, teils in Schweden, hauptsächlich im Bergianischen Garten, gesammelt.

1. **Quercus spp.** Die Entwicklung des Embryosackes ist hier ganz unbekannt, vgl. FAGERLIND 1938.

2. **Juglans spp.** KARSTEN (1902) untersuchte *Juglans regia, cordiformis, nigra, Pterocarya fraxinifolia* und *Carya amara* und *tomentosa*; er kam zu folgendem Ergebnis: ». . . diese (-E. M. Z.) wird ohne weitere Zellteilungen und Verdrängungen direkt zum Embryosack . . . In anderen Fällen war aber auch eine eingehende Teilung der Embryosackmutterzelle nachzuweisen, so dass drei oder vier Tochterzellen entstanden.» KARSTEN erwähnt nicht, bei welchen von den untersuchten Arten die entscheidenden Stadien angetroffen worden sind. Spätere Untersuchungen von NAWASHIN und FINN (1913), LANGDON (1934) und NAST (1935) — *Juglans* — WOODROOF (1928), SHUHART (1932) und LANGDON (1934) — *Carya* — zeigen alle dass nur, der Normal-Typ vorliegt. KARSTENS Angabe über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs kann hier demnach als nicht zutreffend betrachtet werden.

3. **Pterocarya fraxinifolia.** Der *Adoxa*-Typ kann hier nicht als einwandfrei nachgewiesen betrachtet werden. Siehe Nr. 2!

4. **Salix spp.** Zweifellos kommt hier immer eine Entwicklung nach dem Normal-Schema vor, vgl. FAGERLIND 1938.

5. **Carya spp.** Ebenso, vgl. Nr. 2.

6. **Ulmus spp.** Auf Grund der Tatsache, dass CAPOOR (1937) (Original nicht gesehen) die früheren Angaben (SHATTUCK 1905, LELIVELD 1935) über eine Entwicklung nach dem *Adoxa*-Schema hier bestätigt hat, hält MAHESHWARI diese Angaben für vollständig sicher. Ich (1938) wies jedoch nach, dass hier ein tetrasporischer Embryosack vorlag, der erst nach vier Teilungsschritten seine vollständige Entwicklung erreichte. Wahrscheinlich waren die in der Antipodalregion gelegenen Kerne in dem jungen Embryosack nicht den letzten Teilungen (der letzten Teilung) unterworfen; mehrere Kerne in dieser Region waren auch degeneriert. Meine Ansicht wird durch die Untersuchungen von Herrn Kand. IVAR EKDAHL an der Universität Stockholm bestätigt. In Erwartung der Beendigung und Veröffentlichung seiner Arbeit enthalte ich mich weiterer Kommentare.

7. **Piper spp.** Auf Grund des Vorkommens von Vierkernstadien von verschiedenem Aussehen, unter denen eines sich durch Kerne in 1 + 3 Stellung auszeichnet, haben verschiedene Verfasser behaupten wollen, dass hier der *Fritillaria*-Typ vorhanden sei (vgl. BAMBACIONI 1928, SCHNARF 1931, MAHESHWARI 1936, 38, ROMANOV 1936, FAGERLIND 1938). Dank meinem Aufenthalte in Java war es mir möglich, die Entwicklung bei einigen *Piper*-Arten zu untersuchen. Dabei wurden zwei verschiedene Typen der Embryosackentwicklung angetroffen.

Der *Fritillaria*-Typ liegt nach meinen Untersuchungen bei *Piper Chaba, brasiliense* sowie den beiden *Betle*-Varianten *Siriboa* und *densum* vor. Bei diesen schnürt die primäre Archesporzelle eine Deckzelle ab (Abb. 1 a). Die E. M. Z.



Abb. 1 a—i: *Piper Chaba.* — Abb. a: Primäre Archesporzelle in Deckzelle und E. M. Z. geteilt. — Abb. b: E. M. Z. in Prophase. — Abb. c—f: Tetradenstadien mit verschiedener Kernstellung und verschiedene Stadien der Vakuolenbildung. — Abb. g: E. S. im sekundären Vierkernstadium. — Abb. h: E. S., Vorbereitung zur letzten Teilung. — Abb. i: Organisierter E. S. — Abb. j—k: *Piper brasiliense.* — Abb. j: Tetradenstadium. — Abb. k: E. S., Metaphase der letzten Teilung.

liegt, während der Meiosis stattfindet, infolge der Teilung der Deckzelle 3 bis 4 Zellschichten unter der Nucellusepidermis (Abb. 1 b). Durch die meiotischen Teilungen entstehen vier nicht durch Zellwände voneinander getrennte Kerne. Ebensowenig wurde jemals in den Phragmoplasten irgend eine Zellplattenbildung beobachtet (Abb. 1 c—d). Die regelmässige »tafelförmige» Gestalt, die nach PALM (1915) *Piper subpeltatum* kennzeichnet, findet sich nur selten bei den von mir untersuchten Arten, bei denen die E. M. Z., wenn man die Arten miteinander vergleicht, eine verschiedene relative Breite zu haben scheint. So hat *Piper brasiliense* eine verhältnismässig breite E. M. Z. (Abb. 1 j), *Piper Chaba* dagegen die engste (Abb. 1 c). Diese Form der E. M. Z. wirkt offenbar später auf die gegenseitige Lage der Tetradenkerne ein. Bei *Chaba* liegen sie annähernd in einer Reihe (Abb. 1 c—d), bei *brasiliense* bilden sie die Ecken eines Tetraeders. Bei den obenerwähnten von mir untersuchten Arten verschieben sich drei Sporenkerne gegen den antipodalen Pol des Embryosackes, wodurch eine typische 1 + 3 Stellung entsteht (Abb. 1 e—f). Dann erfolgt eine Vakuolenbildung, wobei es den Eindruck macht, als ob mehrere später zusammenfliessende Vakuolen sich in dem Plasma zwischen dem alleinstehenden Kern und dem obersten von den anderen Kernen bildeten (Abb. 1 e—f). Bei *Piper brasiliense* bilden sich schon früher im Plasma kleine Vakuolen. Während der nächsten Teilungsphase findet offenbar eine Verschmelzung der in der Dreikerngruppe enthaltenen Elemente statt. Dies zeigt sich darin, dass während der Telophase dieser Teilung nur vier Kerne vorkommen, von denen die in der Antipodenregion befindlichen bedeutend grösser sind als die beiden anderen (Abb. 1 g). Da kein Fall eines sekundären Zweikernstadiums, das sich durch das Vorhandensein einer Vakuole kennzeichnen müsste, angetroffen worden ist, halte ich es für sicher, dass die Verschmelzung während des eigentlichen Teilungsverlaufes erfolgt ist, was ja beim *Fritillaria*-Typ gewöhnlich der Fall zu sein scheint. Dass die grösseren Kerne eine bedeutend grössere Anzahl Chromosomen als die kleineren enthalten, geht aus dem Aussehen späterer Teilungsfiguren hervor (Abb. 1 h und 1 k). Die triploide Natur dieser Kerne halte ich somit für sicher. Der organisierte Embryosack ist 8-kernig. Die Antipoden sind anfangs ebenso kräftig entwickelt wie die Eizelle (Abb. 1 i) und enthalten mehrere Vakuolen. Sie verlieren jedoch bald ihre aufgeblasene Gestalt, können aber als mehr oder weniger scheibenförmige Gebilde noch bedeutend später nachgewiesen werden.

Einen anderen Typ der Embryosackentwicklung zeigt eine *Piper*-Art, die unbestimmt unter der Nummer XV C. 45. im Hortus Bogoriensis kultiviert wird. Durch die meiotischen Teilungen entsteht auch hier eine vierkernige Zelle (Abb. 2 a—d). Bis zum Abschluss der zweiten meiotischen Teilung sind keine Vakuolen beobachtet worden. Es wird somit ein Zweikernstadium ohne irgend eine Vakuolenbildung durchlaufen. In der Tetradenzelle erhält das Plasma infolge der Anwesenheit mehrerer kleiner Vakuolen bald eine schaumartige Struktur. Zwei Kerne verschieben sich gegen die Antipodalregion des jungen Embryosackes, wodurch die Kerne eine 1 + 1 + 2 Stellung erhalten (Abb. 2 e). Zwischen den drei Kerngruppen bilden sich grössere, miteinander verschmelzende Vakuolen. Von den beschriebenen Stadien (Abb. 2 a—e) begegnet man in den



Abb. 2: *Piper sp.* (Bogor Nr. XV C 45). — Abb. a: E. M. Z. in Prophase. — Abb. b: E. M. Z. in MetaphaseI. — Abb. c: E. M. Z. Metaphase II. — Abb. d—e: E. S. in primärem vierkernigem Stadium (= Tetrade). — Abb. f—g: Degeneration von zwei unteren Kernen in der Coenomakrospore. — Abb. h: Degeneration des obersten und untersten Kernes in der Coenomakrospore. — Abb. i: E. S. in sekundärem Zweikernstadium. — Abb. j: Metaphase der dritten Teilung. — Abb. k: Anaphase der dritten Teilung. — Abb. l: E. S. in sekundärem Vierkernstadium. — Abb. m: Sechskerniger abnormer E. S.

Präparaten zahlreiche Fälle. Abb. 2 i zeigt ein älteres Stadium, das man auch oft antrifft. Hier liegt ein zweikerniger Embryosack vor, bei welchem die Kerne durch eine grosse Vakuole voneinander getrennt sind. Dass der untere von diesen Kernen nicht durch einen Verschmelzungsprozess entstanden ist, geht teils aus der Grösse, teils aus späteren Teilungsfiguren hervor. Abb. 2 j zeigt das nächstfolgende Metaphasenstadium; die Chromosomen sind an den beiden Polen des Embryosackes wenigstens annähernd gleich gross, die Teilungsplatten sind ebenfalls gleich gross, woraus folgt, dass die Chromosomenzahlen dieselben

sind. Dass der Kern und dessen späteres Derivat in dem antipodalen Pol nicht triploid sein können, geht auch aus Abb. 2 k hervor, welche die Anaphase desselben Teilungsschrittes zeigt. Durch die Vollendung dieser Teilung entsteht das sekundäre Vierkernstadium (Abb. 2 l), durch noch eine weitere Teilung geht daraus der 8-kernige Embryosack hervor, der sich dann organisiert und dasselbe Aussehen wie bei anderen *Piper*-Arten erhält. Während der jüngsten Phasen des sekundären Vierkernstadiums kann im Phragmoplast eine Zellplattenbildung beobachtet werden, die jedoch nicht zum Entstehen einer Wand führt. Offenbar hat sich bei dieser *Piper*-Art die Entwicklung in anderer Weise vollzogen als bei den oben beschriebenen Arten. Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, dass man bei der erstgenannten Art in den Präparaten oft einen zweikernigen Embryosack mit einer zentralen Vakuole antrifft, während ein solcher bei den letztgenannten Arten nie beobachtet worden ist. Dieses Zweikernstadium muss doch ein Folgestadium des oben beschriebenen vakuolisierten Vierkernstadiums sein. Was ist nun in der Zwischenzeit geschehen? Zwei Möglichkeiten liegen vor. Von den vier Kernen sind drei degeneriert, der vierte hat dann durch seine Teilung das sekundäre Zweikernstadium geschaffen. Die andere Möglichkeit ist, dass von den vier Kernen zwei degeneriert sind, wodurch direkt das sekundäre Zweikernstadium entstanden ist. Wenn die erste Annahme richtig wäre, so wäre zwischen den betreffenden Stadien eine verhältnismässig lange Zeit verflossen, weshalb Zwischenstadien nicht selten vorkommen dürften und folglich in den Präparaten angetroffen werden müssten. Ist dagegen die zweite Annahme richtig, so ist zwischen den beschriebenen Phasen eine verhältnismässig kurze Zeit verflossen, weshalb Zwischenstadien selten sein müssen. Absolut einwandfreie Zwischenstadien wurden trotz reichlichen Materials nicht angetroffen und schon aus diesem Grunde ist daher die erste Annahme kaum wahrscheinlich. Drei Fälle wurden jedoch festgestellt, die ich für Zwischenstadien halte. Zwei von diesen sind in Abb. 2 f und 2 g dargestellt. Im ersteren Fall sind im oberen Pol des Embryosackes zwei durch verschmelzende Vakuolen voneinander getrennte Kerne vorhanden und von diesen durch eine grössere zentrale Vakuole getrennt liegen zwei Kerne von degenerativem Aussehen. Der andere Fall zeigt im unteren Pol nur eine stärker gefärbte Plasmakalotte, aber keine Spur von Kernen. Auf Grund der während der späteren Phase des primären Vierkernstadiums auftretenden Kernlage $1 + 1 + 2$ ist es ja äusserst leicht diese Entwicklungsphase mit den in den Abb. 2 f und 2 g dargestellten zu verknüpfen. Die beiden in der untersten Kerngruppe befindlichen Kerne sind also degeneriert. Durch Verschiebung der unteren Vakuole und des unteren Kernes in Abb. 2 g sowie durch die Verschmelzung der Vakuolen würde dann das oft beobachtete sekundäre Zweikernstadium entstehen. Ich halte diese hier skizzierte Entwicklung für äusserst wahrscheinlich, obwohl der Beweis für dieselbe — nur zwei beobachtete Bilder — nicht als vollständig genügend betrachtet werden kann.

Der dritte von den erwähnten Fällen, die als Zwischenstadien aufgefasst werden können, ist in Abb. 2 h dargestellt. Hier sieht man in der Mitte der Zelle zwei Kerne von normaler Gestalt und in jedem Pol befindet sich ausserdem noch ein Kern. Diese beiden am nächsten bei den Polen gelegenen Kerne

sind von äusserst geringer Grösse und wenig vitalem Aussehen. Es wäre also wahrscheinlich, dass bisweilen aus den vier durch die Meiosis des E. M. Z.-Kernes gebildeten Kernen ein sekundäres Zweikernstadium entstehen kann, und zwar in der Weise, dass von den vier in der Coenomakrospore befindlichen Kernen der oberste und unterste degenerieren und dann ganz resorbiert werden können.

Bei dieser *Piper*-Art wurde eine Erscheinung angetroffen, auf welche ich hinweisen möchte. Die Chromosomen sind sehr zahlreich, sie sind äusserst klein und während der Äquationsteilungen im Embryosack kugelförmig. Während der in Abb. 2 k dargestellten mitotischen Anaphase liegen viele von den Chromosomen, die sich von ihrem entsprechenden Partner getrennt haben und an ihren Pol gewandert sind, in Gruppen geordnet, wobei sowohl 2, wie 3 und 4 Elemente in einer solchen Gruppe vorkommen. Hier liegt also genau das gleiche Bild vor wie dasjenige, welches unter dem Namen sekundäre Assoziation von den meiotischen Teilungen verschiedener Pflanzen bekannt ist. Dieses Phänomen kommt auch bei somatischen Teilungen vor, wenn die Chromosomen eine annähernd kugelförmige Gestalt haben, was ausser aus den früher bekannten Fällen (vgl. FAGERLIND 1937) aus den Bildern von Metaphasen in Wurzelspitzen, die BÖCHER (1938) für *Carex*-Arten hergestellt hat, hervorgeht. Meine Behauptung vom Jahr 1937, dass die Form der Chromosomen wesentlich zur Entstehung des Bildes der sekundären Assoziation beiträgt, wird demnach bestätigt.

Bei *Piper* liegen also zwei verschiedene Formen der Embryosackentwicklung vor. Die häufigste scheint der *Fritillaria*-Typ zu sein. Nach den veröffentlichten Bildern zu urteilen ist es wahrscheinlich, dass diese Entwicklungsweise auch bei den früher untersuchten Arten *medium, betel* var. *monoicum, subpeltatum* und *tuberculatum* wenigstens in der Regel vorliegt (vgl. MAHESHWARI 1928 und die dort angegebene ältere Literatur). Bei dem anderen Typ fehlt das BAMBACIONI-Phänomen, er kann möglicherweise als eine Variante des SCILLA-Typs bezeichnet werden, eine Variante, die sich dann dadurch auszeichnen würde, dass sämtliche Sporenkerne nicht durch Zellwände voneinander getrennt sind, dass aber infolge der Degeneration von zwei Kernen nur zwei Kerne den Embryosack aufbauen. Ich halte es jedoch für zweckmässig, diesen Embryosack zu den tetrasporischen zu rechnen. Die nähere Begründung dieser Auffassung behalte ich einer zusammenfassenden Arbeit über tetrasporische Embryosäcke vor, die ich später herauszugeben beabsichtige. Dieser seltenere *Piper*-Typ kommt vielleicht bisweilen als eine Abweichung bei den *Piper*-Arten vor, die dem *Fritillaria*-Schema folgen. Über *Piper subpeltatum* schreibt PALM (1915): »Fig. 10 a stellt den zweikernigen Embryosack nach vollendeter heterotypischer Teilung dar - - . Eine mittelständige Vakuole ist in diesem Falle bereits auf dieser Stufe vorhanden, tritt in der Regel aber erst hervor, nachdem der Embryosack eine Zeit lang vierkernig gewesen ist.» Nach der Grösse des Embryosackes in PALMs Fig. 10 a zu urteilen handelt es sich um eine Phase, die eigentlich zwischen dem primären und dem sekundären vierkernigen Stadium in der Entwicklung des Embryosackes eingeschaltet werden müsste. Da die zwei Kerne gleich gross sind, was ja bei *Piper* nicht der Fall ist, wenn man die nach dem Verlauf des BAMBACIONI-Phänomens gebildeten diploiden und triploiden Kerne miteinander

vergleicht, so halte ich es für wahrscheinlich, dass bei *Piper subpeltatum* bisweilen das seltenere *Piper*-Schema vorliegt. Die Gattung *Piper* enthält etwa 600 verschiedene Arten und es wäre von grossem Interesse, wenn eine einigermassen grosse Anzahl von diesen untersucht werden könnte, so dass man Klarheit darüber erhielte, wie die verschiedenen Typen verteilt sind.

Bei *Piper sp.* Bogor Nr. XV C 45 kommen mitunter auch Abweichungen in der Entwicklung vor. Abb. 2 m zeigt eine solche; hier befinden sich in der oberen Plasmakalotte zwei Kerne, in der unteren vier. Ich bin der Ansicht, dass das Bild auf zwei verschiedene Weisen entstanden sein kann. Dem Alter nach ist es am ehesten mit dem in Abb. 2 l dargestellten Stadium zu vergleichen. Die beiden überzähligen Kerne sind entweder die zwei sonst eliminierten basalen Tetradenkerne, die sich demnach nicht geteilt haben; die andere Möglichkeit ist, dass von diesen zwei Tetradenkernen der eine degeneriert ist, während der andere sich geteilt hat.

8. **Heckeria spp.** Auf Grund von JOHNSONS (1902) Text und Illustrationen zogen MAHESHWARI (1938) und FAGERLIND (1938) die Schlussfolgerung, dass hier der *Fritillaria*- und nicht der *Adoxa*-Typ vorliegt. Infolge der Entdeckung einer neuen Form von tetrasporischen Embryosäcken, die durch vier Teilungsschritte zum achtkernigen Embryosack führt ohne dass das BAMBACIONI-Phänomen zustande gekommen ist, ist es nicht mehr möglich zu sagen, ob *Heckeria* dem *Fritillaria*-Schema oder diesem letzteren folgt.

9. **Thesium spp.** *Thesium* wurde embryologisch zum erstenmal von JÖNSSON (1879—80) untersucht. Er gab für die Art *intermedium* das Vorkommen von Deckzellen und Teilungsprozessen in der E. M. Z. an. Die Zahl der entstandenen Tochterzellen oder Deckzellen konnte jedoch nicht bestimmt werden. Bei *Thesium divaricatum* gelang es GUIGNARD (1885) die Entwicklung mehr im Einzelnen zu beschreiben, und zwar fand er eine Entwicklung nach dem Normal-Typ. *Thesium intermedium* wurde aufs neue in den letzten Jahren von MODILEWSKI (1928) untersucht. Das Ergebnis war, dass Deckzellen fehlten und dass die E. M. Z. sich ohne Zellteilung direkt zu einem 8-kernigen Embryosack entwickelte. Den *Adoxa*-Typ glaubte auch SCHULLE (1933) bei *Thesium montanum* feststellen zu können. Auf Grund der Ergebnisse von MODILEWSKI und SCHULLE führt MAHESHWARI *Thesium intermedium* und *montanum* als Vertreter der sich nach dem *Adoxa*-Typ entwickelnden Angiospermen an. In meiner eigenen Zusammenstellung wurde *Thesium* versehentlich gar nicht aufgenommen. Weder MODILEWSKI noch SCHULLE ist es jedoch gelungen einwandfrei zu beweisen, dass der *Adoxa*-Typ vorliegt. Beide Verfasser haben es unterlassen Bilder zu veröffentlichen, die ihre äusserst kurz formulierte Auffassung bestätigen könnten. So heisst es bei MODILEWSKI: »Als Folge dieser zu verschiedenen Zeiten verlaufenden Entwicklung der Embryosackmutterzellen entstehen unmittelbar ein oder zwei junge Embryosäcke, die keine Tochterzellen ausbilden», und bei SCHULLE: »Die Makrosporenmutterzelle wird ohne Teilung direkt zum Embryosack.»

Um *Thesium* einer Nachuntersuchung unterwerfen zu können, besuchte ich

die Stadt Eksjö, wo es mir dank der liebenswürdigen Hilfe von Herrn Adjunkt N. Willén gelang, eine gute Kollektion Material zu sammeln.

Das Ergebnis meiner *Thesium*-Untersuchungen war folgendes: Wie GUIGNARD, MODILEWSKI und SCHULLE festgestellt haben, bilden sich keine Deckzellen. JÖNSSON hat sich also offenbar geirrt und sein Irrtum lässt sich leicht erklären. Das Ovulum weist keine deutlich ausgeprägten Differenzierungen auf. Ein rudimentäres Integument wird ausgebildet (vgl. Abb. 3 a und vor allem SCHULLES Bilder). Das Ovulum ist demnach nach dem Typ gebaut, den der Verfasser (FAGERLIND 1937) bei den Rubiazeen als *Vaillantia*-Typ bezeichnet hat, obwohl das Integument bald in seiner Entwicklung zurückbleibt. In jüngeren Entwicklungsstadien zeigt das ganze *Thesium*-Ovulum und das Archespor eine auffallende Ähnlichkeit mit *Vaillantia* und nahestehenden Rubiazeen. Wenn das Ovulum das in Abb. 25 dargestellte Entwicklungs-Stadium erreicht hat, kann man, besonders wenn die Schnitte etwas schief gelegt sind, leicht zu der Auffassung kommen, dass die am nächsten an der Basis gelegenen Zellen der Integumentanlage Deckzellen sind. Die Embryosackmutterzellen, die in grosser Anzahl, 7—8 Stück, manchmal noch mehr, auftreten, entwickeln sich zu verschiedenen Zeiten weiter, einige jedoch ziemlich synchron. Die Entwicklung beginnt mit einer gewaltigen Streckung der Zelle und einer Verschiebung des Kernes gegen den mikropylaren Pol. Darauf folgt eine Tetradenteilung, wobei der Reihenfolge nach zwischen den Tochterkernen Wände angelegt werden (Abb. 3 b—c). Die unterste Zelle in der Tetrade ist am grössten, sie erstreckt sich ziemlich weit in das chalazale Ende hinein, teilt sich, wird vakuolisiert und bildet den fertigen Embryosack (Abb. 3 d—g). Während der Embryosack sich im Zweikernstadium befindet, können die Lage und die Zahl der degenerierten Schwesterzellen leicht bestimmt werden; mitunter ist dies auch noch später möglich. Die von MODILEWSKI beobachteten Zellenreihen, die seiner Ansicht nach rein somatische Zellen sein sollen, haben nichts mit den Tetraden zu tun, welche ich beobachtet habe. Die erstgenannten, deren Aussehen sich von dem der Tetraden stark unterscheidet, habe ich auch gesehen und ein Irrtum ist meinerseits daher ausgeschlossen.

SCHULLE gibt an, dass in jedem Ovulum nur eine E. M. Z. sich in der Regel über das Synapsisstadium hinaus entwickelt. Meine Beobachtungen stehen in schärfstem Gegensatz dazu. Zwei, drei oder vier junge Embryosäcke kommen sehr häufig vor, seltener mehrere. GUIGNARD, MODILEWSKI und SCHULLE stimmen darin überein, dass der Embryosack infolge der Tatsache, dass nicht sämtliche Kerne der letzten Teilung unterworfen gewesen sind, oft eine niedrigere Kernzahl als 8 aufweist. So erwähnt SCHULLE das Vorkommen von 7-kernigen, MODILEWSKI von 6-kernigen Embryosäcken. In meinem Material ist auch der gerade fertig organisierte Embryosack nur mit 7 Kernen ausgerüstet (Abb. 3 e). Ich halte es für wahrscheinlich, dass der unterste Kern, der während des späteren Vierkernstadiums infolge des chalazalen Längenwachstums und der Vakuolisierung des Embryosackes weit entfernt von den übrigen Kernen liegt (Abb. 3 d), die letzte Teilung nicht mitmacht. Nach der Organisierung dehnt sich der Embryosack noch weiter in der Längsrichtung nach unten aus und hierbei »wächst er

an den Antipoden vorbei». (Abb. 3 f). Diese liegen demnach im Embryosack nicht mehr proximal sondern lateral, wo sie bald degenerieren und verschwinden (Abb. 3 f—g). Beim Anfang dieses »Vorbeiwachsens» kann man also gewissermassen von einer Entwicklung eines Embryosackhaustoriums sprechen. Die beiden Polkerne verschmelzen unmittelbar nach Beginn der Haustorienentwicklung (Abb. 3 f), bisweilen jedoch früher (Abb. 3 e), zu einem Zentralkern. Hinsichtlich der späteren Entwicklung sei hier auf GUIGNARD, MODILEWSKI und SCHULLE verwiesen.

Die Embryosackentwicklung folgt demnach bei *Thesium montanum* ebenso wie bei *diviricatum* dem Normalschema. Vermutlich gilt dies auch für die übrigen *Thesium*-Arten. Abweichende Ergebnisse, die von MODILEWSKI und SCHULLE berichtet wurden, sind wohl einer ungenügenden Untersuchung zuzuschreiben.

In meiner Zusammenfassung 1938 wies ich darauf hin, dass in sämtlichen Fällen, wo die Embryosackentwicklung bei Vertretern der *Loranthales* als vollständig untersucht betrachtet werden konnte, der *Scilla*-Typ vorlag. Ich war geneigt diesen Typ für einen durchgehenden Charakter bei den *Loranthales* zu halten. Diese Regel lässt sich jedoch nicht aufrechterhalten, denn sie gilt ja nicht für *Thesium* und auch nicht in anderen Fällen (siehe unten).

10. **Phoradendron flavescens var. macrophyllum.** MAHESHWARI (1928) führt ohne irgend welche Kommentare *Phoradendron* als einen Fall an, bei welchem die Angabe des *Adoxa*-Typs zweifelhaft ist. Die Originalbeschreibung stammt von BILLINGS (1933). Aus seiner Abhandlung, die mir unbekannt war, als ich meine erste Zusammenstellung machte, geht deutlich hervor, dass ein Verlauf in Übereinstimmung mit dem *Adoxa*-Schema überhaupt nicht nachgewiesen worden ist. BILLINGS zeigt nämlich, dass auf das Vierkernstadium, welches ja, wenn der Embryosack tetrasporisch ist, durch zwei Teilungsschritte bedingt ist, zwei neue Teilungsschritte folgen. An der letzten Teilung nehmen jedoch nicht alle Kerne teil. *Phoradendron* wäre demnach bei der Kategorie von tetrasporischen Embryosäcken unterzubringen, die von *Tanacetum*, *Crucianella*, *Ulmus* und *Limnanthes* vertreten werden (siehe unten). In BILLINGS Arbeit fehlen jedoch sichere Beweise dafür, dass der Embryosack wirklich tetrasporisch ist. Ich halte dies aber für so gut wie sicher, da nur in diesem Fall die Anzahl Teilungsschritte mit den bei früher bekannten Fällen vorkommenden übereinstimmt und da der vierkernige Embryosack gar keine Vakuolisierung aufweist.

11. **Helosis cayennensis.** Hier liegt der *Scilla*-Typ vor (FAGERLIND 1937, vgl. auch FAGERLIND 1938).

12. **Rhopalocnemis phalloides.** Vorkommen des *Adoxa*-Typs nicht bewiesen, *Scilla*-Typ ist wahrscheinlich (vgl. FAGERLIND 1938).

13 a. **Balanophora elongata.** Gründe für die Ansicht, dass der *Adoxa*-Typ bisweilen vorkommt, fehlen. (vgl. FAGERLIND 1938).

13 b. **Balanophora dioica.** Hier liegen Untersuchungen von EKAMBARAM und PANJE vor (1935). Leider ist es mir nicht gelungen die Originalabhandlung zu erhalten, weshalb weitgehende Kommentare ausgeschlossen sind. MAHESHWARI (1938) schreibt: »The authors state that usually the development is of Normal-

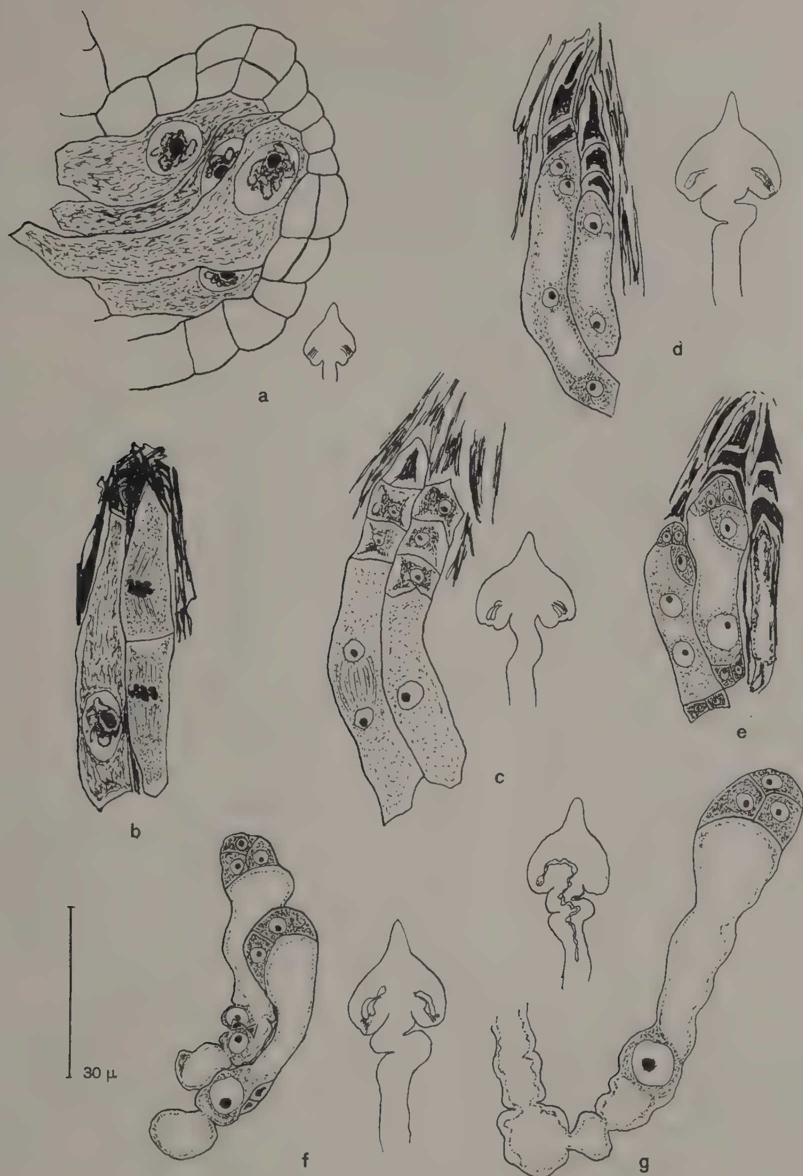


Abb. 3: *Thesium montanum.* Bei mehreren Abbildungen sind Übersichtsbilder beigefügt, welche die Lage der abgebildeten Elemente in der Samenanlage und der Placenta zeigen. — Abb. a: Archespore. — Abb. b: Zwei Archesporzellen, von denen die eine sich in zwei Dyadenzellen geteilt hat. In der letzteren befinden sich die Kerne in Metaphase II. — Abb. c: Tetradenzellen, die untere Zelle in jeder Tetrade entwickelt sich weiter. — Abb. d: Embryosäcke im Zwei- und Vierkernstadium. Beachte die degenerierten Schwesterzellenreste. — Abb. e: Junge Embryosäcke. — Abb. f: Ältere Embryosäcke, die Antipoden beginnen zu degenerieren. Der Embryosack »wächst an den letzteren vorbei«. — Abb. g: Befruchtungsreifer E. S.

type, but there is sometimes a tendency towards Adoxa-type.» Ausgeschlossen ist es jedoch wohl nicht, dass die Beobachtung dieser »Tendenz» auf einer durch partielle Apomeiosis bedingten falschen Auffassung beruhen kann (vgl. FAGERLIND 1938 über *Balanophora elongata*).

14. **Mesembryanthemum pseudotruncatellum.** *Adoxa*-Typ ist hier nirgends nachgewiesen worden. Normal-Typ wahrscheinlich (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

15—16. **Mirabilis jalapa und Oxybaphus nyctagineus.** Siehe Nr. 18.

17. **Phyllocactus sp.** Normal-Typ ist wahrscheinlich bei allen untersuchten Cactazeen (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

18. **Stellaria media und andere spp.** Auf Grund der Angaben von PEROTTI (1913) und vor allem ROCÉN (1927) über hier vorkommenden Normal-Typ betrachtete ich GIBBS (1907) Angabe über die *Adoxa*-Entwicklung als falsch. JOSHI (1936), dessen Arbeit ich beim Zusammenstellen meiner vorigen Arbeit nicht kannte, glaubt jedoch verschiedene Variationen nachgewiesen zu haben, die zu einer regelmässig auftretenden *Adoxa*-Entwicklung führen sollen. Die Variationen bestanden teils darin, dass die Abtrennung der Deckzelle vorkommen oder ausbleiben konnte, teils, was hier von grösserer Bedeutung ist, darin, dass nach der Bildung der beiden Dyadenkerne die Wandbildung eintreten oder ausbleiben konnte. Die ersterwähnte Tatsache kam seltener vor und ob in diesem Fall die weitere Entwicklung eine Normal- oder *Scilla*-Entwicklung zur Folge hatte, konnte JOSHI nicht nachweisen. JOSHIs Beschreibung des gewöhnlichsten Verlaufes, d. h. der Entwicklung über eine vierkernige Coeno-Makrospore, ist jedoch äusserst unbefriedigend (vgl. MAHESHWARI 1938). Bilder, welche als Entwicklungsstufe zwischen der heterotypen Anaphase und dem Embryosack im Zweikernstadium aufgefasst werden können, fehlen zwar in Joshis Arbeit. Das Bild des ebenerwähnten Embryosackes zeigt jedoch die Anwesenheit einer grossen zentralen Vakuole, weshalb der Schluss gezogen werden kann, dass eine Entwicklung eines tetrasporischen Embryosackes hier nicht wahrscheinlich ist. Man muss auch MAHESHWARI zustimmen, wenn er sagt: »the row of three cells shown in Fig. 35 and the four cells arranged in the form of a T in Fig. 36 would perhaps seem to speak for a normal type of development.» Irgend welche Gründe dafür, bei *Stellaria media* an eine Entwicklung nach dem *Adoxa*-Schema zu glauben, liegen demnach nicht vor.

Bei den Zentrospermen scheint eine Variation, wenigstens bei gewissen Arten, in bezug auf die Wandbildung zwischen den Tetradenkernen vorzukommen. So kann bei *Mirabilis Jalapa* und *Oxybaphus nyctagineus* die Wandbildung ganz unterdrückt, nur nach der ersten Teilung unterdrückt, oder, was am häufigsten vorkommt, immer vorhanden sein. Bei *Stellaria* kann nach ROCÉN die Tetrade entweder aus einer Reihe von vier Zellen oder aus einer solchen von drei Zellen, wo die oberste dann zweikernig ist, bestehen. Hier liegt demnach eine Variation der Wandbildung vor. PEROTTI gab auch an, dass bei den Caryophyllazeen die Wandbildung bisweilen ausbleiben konnte. In Anbetracht dieser Tatsachen kann man nicht ohne weiter behaupten, dass sämtliche Ergebnisse von JOSHI falsch sind. So kann das Vorkommen einer vierkernigen Coeno-Makrospore bei

Mirabilis, Oxybaphus und *Stellaria* als sicher oder wahrscheinlich betrachtet werden. In keinem Fall ist jedoch nachgewiesen worden, dass die Entwicklung dann dem *Adoxa*-Schema folgt. Es ist nicht bekannt, ob ein oder mehrere Kerne degenerieren, wie gross die Anzahl der in diesen Fällen vorkommenden Teilungsschritte ist oder darüber, wie der fertige Embryosack aussieht. Eine Nachuntersuchung dieser Fälle wäre von ausserordentlich grossem Interesse, eine solche würde sicher wertvolle Aufschlüsse über die Phylogenie der verschiedenen Embryosacktypen geben können. Sie muss jedoch mit der allergrössten Sorgfalt ausgeführt werden.

19. **Philadelphus coronarius.** VAN DER ELST (1909) fand hier den *Adoxa*-Typ. Der Normal-Typ wurde jedoch von GÄUMANN (1919) und MAURITZON (1933) festgestellt.

20. **Hydnora africana.** *Scilla*- oder Normal-Typ ist hier wahrscheinlich. Vgl. FAGERLIND (1938).

21. **Myricaria germanica.** Der *Fritillaria*-Typ kann hier als vollständig sicher festgestellt betrachtet werden (vgl. MAHESHWARI und FAGERLIND 1938).

22. **Tamarix spp.** Bei *Tamarix dioica* haben JOSHI und KAJALE (1936) den *Fritillaria*-Typ gefunden. Zu demselben Ergebnis ist nach MAHESHWARI (1938) PURI bei der Untersuchung von *Tamarix chinensis* gelangt. (PURIs Arbeit ist noch nicht veröffentlicht). Die von MAURITZON untersuchten Arten verhalten sich zweifellos ebenso. (vgl. MAHESHWARI 1928, FAGERLIND 1938).

23. **Fouquiera spp.** JOHANSEN (1936) erwähnt hier das Vorkommen von tetrasporischen Embryosäcken, die drei Teilungsschritte durchlaufen haben. Eine Variation würde insofern vorliegen, dass eine wechselnde Anzahl Kerne die letzte Teilung nicht durchliefe. JOHANSEN hat jedoch weder die behauptete Variation noch die Tatsache, dass der Embryosack von tetrasporischem Ursprung ist, befriedigend nachgewiesen. MAURITZON (1936) hat bei *Fouquiera splendens*, welche auch von JOHANSEN untersucht worden ist, den Normal-Typ nachgewiesen. Da JOHANSEN erklärt, dass der zweikernige Embryosack mit einer grossen zentralen Vakuole versehen ist, verdient seine Angabe über das Vorliegen des *Adoxa*-Typs kein Vertrauen.

24. **Carica spp.** In meiner früheren Zusammenstellung glaubte ich aus HEILBORNs (1921, 1928) Darstellungen die Schlussfolgerung ziehen zu können, dass sein Ergebnis, wonach *Carica* einem modifizierten *Adoxa*-Typ folgt, falsch sei. Ich war auch nicht davon überzeugt, dass HEILBORNs Angabe, dass der Embryosack in der Regel nicht mehr als 5 Kerne bildet, auf befriedigenden Untersuchungen begründet sei. Frühere Untersuchungen von USTERI (1907) KRATZER (1918) führten zur Feststellung des Normal-Typs. MAHESHWARI rechnet *Carica* zu den sicher fälschlich unter der *Adoxa*-Kategorie angeführten Pflanzen. Diese Auffassung stützt sich vor allem darauf, dass nach MAHESHWARI, AGHARKAR und BANERJI (1930) bei *Carica Papaya* den Normal-Typ gefunden haben. Leider ist es mir nicht gelungen ein Exemplar dieser Originalabhandlung zu beschaffen. Meine eigenen Untersuchungen über *Carica Papaya* zeigen folgendes:

Das primäre Archespor ist in der Regel einzellig (Abb. 4 a). Ein mehrzelliges Archespor, das zur Bildung mehrerer Embryosäcke in demselben Ovulum führen kann, kommt jedoch selten vor. Dies hat HEILBORN auch angegeben. Eine Deckzelle wird abgeschnürt, diese teilt sich, wodurch die E. M. Z. allmählich immer tiefer in den Nucellus hinabgerät. So trifft man z. B. die Dyade 6—8 Zellschichten unter der Nucellusoberfläche an. Durch die meiotischen Teilungen wird eine ganz normale Zelltetrade erzeugt (Abb. 4 b—g). Dieses Schema ist kleineren Variationen unterworfen. Sowohl die erste wie die späteren Wände können nämlich mehr oder weniger schief angelegt werden (Abb. 4 b—g). Die unterste Spore bildet den Embryosack. Die Teilungen, denen dieser unterworfen ist, verlaufen vollständig synchron. Ein achtkerniger Embryosack ist das Ergebnis.

Die Schwesterzellen des Embryosackes degenerieren sehr rasch. Wenn der Embryosack zweikernig ist, können nur selten Reste der fraglichen Zellen beobachtet werden. In den Fällen wo die zentrale Vakuole im Zweikernstadium angelegt worden ist, hat man niemals die Zellenreste beobachtet (Abb. 4 h). Der achtkernige Embryosack baut sich in der gewöhnlichen Weise auf, die Antipoden sind während einer kurzen Periode keineswegs schlecht ausgebildete Zellen (Abb. 4 i). Später nimmt der Embryosack gewaltig an Umfang zu. Die Antipoden werden resorbiert, die Polkerne nähern sich einander und verschmelzen. In keinem Fall habe ich, wenn die Polkerne nebeneinander lagen, die Anwesenheit von vitalen Antipoden beobachtet.

HEILBORN (1921) ist der Ansicht, dass bei *Carica Papaya* verschiedene Rassen sich auf verschiedene Weise verhalten müssen und dass das von ihm untersuchte Objekt einem modifizierten *Adoxa*-Typ, das von USTERI und KRATZER untersuchte dem Normal-Typ gefolgt sein muss. AGHARKAR und BANERJIS sowie mein Material stimmten mit dem letzteren überein. Die Ansicht über das Vorkommen einer solchen Variation kann ich nicht teilen. Es scheint mir höchst unwahrscheinlich zu sein, dass eine Rasse von *Carica Papaya* und ausserdem drei andere von einem Forscher untersuchte Arten *(candarmacensis, chrysopetala, pentagona)* sich in genau derselben Weise verhalten sollten, aber verschieden von der Weise, die vier verschiedene Forscher bei Individuen von *Carica Papaya* von wahrscheinlich ganz verschiedener Abstammung gefunden haben. HEILBORNS Bildmaterial ist ja ziemlich dürftig. Die Textbeschreibung ist auch kurz gefasst. Alle die Phasen, die er wirklich gesehen hat und die seiner Ansicht nach die normale Entwicklungskette repräsentieren, lassen sich ja ohne weiteres in die von mir beschriebene Entwicklungskette einschalten; ich denke hier vor allem an seine Abb. 7 (1921) »Binucleate embryo-sac of *C. chrysopetala;* remains of any tetrad cells cannot be found» und an Abb. 8 »Mature embryo-sac of *C. candamarcensis*». Was meine Ansicht über das Auftreten des Normal-Typs bei *Carica* stark befestigt (hier wird natürlich von einem eventuellen Vorkommen von Apomeiosis und anderen Abweichungen abgesehen), ist HEILBORNS spätere Angabe (1928) über von ihm angetroffene achtkernige Embryosäcke bei sowohl *Papaya* wie *pentagona* und *candamarcensis*. In der

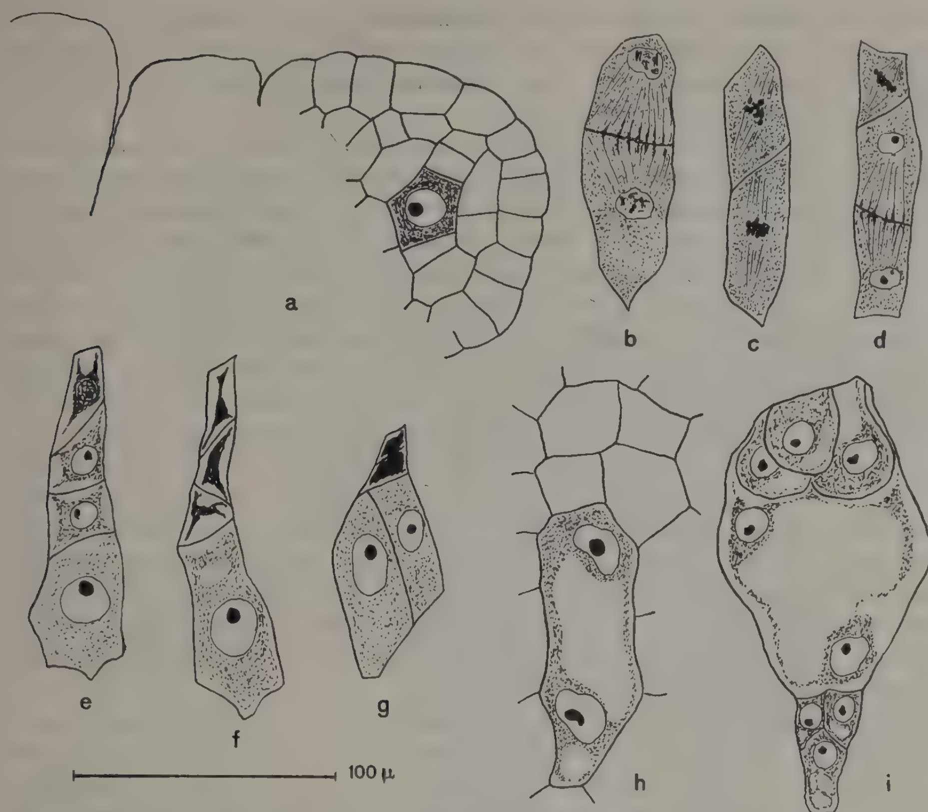


Abb. 4: *Carica Papaya.* — Abb. a: Samenanlage mit E. M. Z. und Deckzellenderivat. — Abb. b—g: Verschiedene Stadien der Tetradenzellenbildung, die Wandbildungsrichtung ist variabel. — Abb. h: E. S. im Zweikernstadium. — Abb. i: Neuorganisierter E. S.

ersten Mitteilung war nur angegeben, dass zwei Fälle von *pentagona* 10 bzw. 9 Kerne aufwiesen.

Die Übereinstimmung zwischen USTERIS, KRATZERS und meinen Untersuchungsergebnissen ist jedoch nicht vollständig. USTERI fand, dass der Embryosack sich immer aus der obersten Spore bildete, nach meiner Untersuchung bildet er sich dagegen immer aus der untersten. KRATZER behauptet, dass beide Fälle vorkommen. Zu welchem Ergebnis AGHARKAR und BANERJI hier gekommen sind, ist mir unbekannt.

25. **Thea sinensis.** Ich kommentierte 1938 diesen Fall folgendermassen: »Die einander widersprechenden Angaben von CAVARA (1899) — Normal-Typ mit Entwicklung des Embryosackes aus der oberen Makrospore — und von COHEN-STUART (1916) — *Adoxa*-Typ, als Ausnahme kommen aber sowohl Dyaden- als auch Tetradenzellen vor — und die vielen Variationen in der Embryosacksorganisation und der Kernanzahl haben zur Folge, dass es unmöglich ist, hier zu verstehen, in welcher Weise die Entwicklung stattgefunden hat.»

Das von mir untersuchte *Thea sinensis* Material stammt von der Teeplan-

tage bei Rarahan unterhalb von der Filiale des »'s lands Pantentuin» in Tjibodas, Java. Da die Pflanzen während meines dortigen Aufenthaltes nur schwach blühten, wurde Material von verschiedenen Individuen gemischt. Die Untersuchung führte zu folgendem Ergebnis:

Der Nucellus ist in einer Weise aufgebaut, die zu einem Tenuinucellus tendiert, frühere Stadien in der Integumentbildung zeigen jedoch, dass bereits das Ovulum zu einem Tenui-Ovulum tendiert und dass die Integumentbildung ziemlich basal einsetzt (vgl. FAGERLIND 1937). Eine Deckzelle wird nicht abgeschnürt (Abb. 5 a). Das Archespor ist meistens einzellig, aber einige herumliegende Zellen zeigen in einem früheren Stadium ein Aussehen, das sich oft demjenigen der Archesporzelle nähert. Es ist also möglich, dass hier ein potentiell mehrzelliges Archespor vorliegt, bei welchem eine Zelle früh die Oberhand gewinnt. Bei gewissen Blüten kommt ein wirklich mehrzelliges Archespor vor. Der Nucellus besteht nur aus der Epidermis und den Archesporzellen (Abb. 5 b). Bei diesen Blüten ist der Nucellus kürzer und breiter als bei den übrigen (vgl. Abb. 5 b mit 5 a). In diesem Fall liegt somit tatsächlich recht oft ein Tenuinucellus vor, der dadurch entstanden ist, dass sämtliche Zellen in einem Crassinucellus (obgleich schwach ausgebildet) zu Archesporzellen geworden sind, also der Fall, dessen Vorkommen ich vorausgesagt hatte (FAGERLIND 1937). Vermutlich stammen die Blüten mit diesem Nucellustyp von einem oder mehreren gewissen Tee-Individuen und ist dieser Typ dann hier wohl durch eine spezifische Genenkombination bedingt.

Bei sämtlichen Ovula, die ich in diesem Stadium untersucht habe, macht die E. M. Z. die Meiosis durch. Bei meinem Material liegt demnach keine Apomeiosis vor. Nach der ersten Teilung der E. M. Z. wird eine Wand angelegt, welche die Mutterzelle in zwei Zellen teilt, von denen die mikropylare einen bedeutend geringeren Umfang hat (Abb. 5 c). Der Kern in dieser Zelle teilt sich nicht mehr, die Zelle degeneriert langsam und sukzessiv (Abb. 5 d—f). Die grössere Schwesterzelle wird vakuolisiert, ihr Kern teilt sich, Zellwände bilden sich nicht (Abb. 5 d—e). Diese zweikernige Zelle bildet den Embryosack im Zweikernstadium. Spuren der Schwesterzelle können beobachtet werden. Äusserst selten ist diese noch vital (Abb. 5 e). Der junge Embryosack nimmt bedeutend an Umfang zu. Er durchbricht in diesem Stadium die Nucellusepidermis lateral nahe bei der Nucellusspitze (Abb. 5 f) und dehnt sich in die Mikropyle aus. Noch in dem Augenblick, wo die Nucellusepidermis durchbrochen wird, sind Spuren der Schwesterzelle sichtbar (Abb. 5 f), diese und die Nucellusepidermis werden nun rasch resorbiert. Durch zwei weitere Teilungen wird der Embryosack achtkernig und organisiert sich in der üblichen Weise (Abb. 5 g). Eine sekundäre Teilung der Antipoden ist nicht beobachtet worden.

Bei *Thea sinensis* liegt demnach der *Scilla*-Typ vor.

26. **Aldasorea guttata.** MAURITZON (1933) beschreibt bei der Tetradenteilung hier eine Variation der Wandbildung. Nach der heterotypischen Teilung schien keine Wandbildung stattzufinden. Nach der homotypen bildeten sich Wände, und zwar entweder zwischen den Partnern in den beiden Kernpaaren, oder nur zwischen den Partnern im unteren Kernpaar, oder als dritte Möglich-

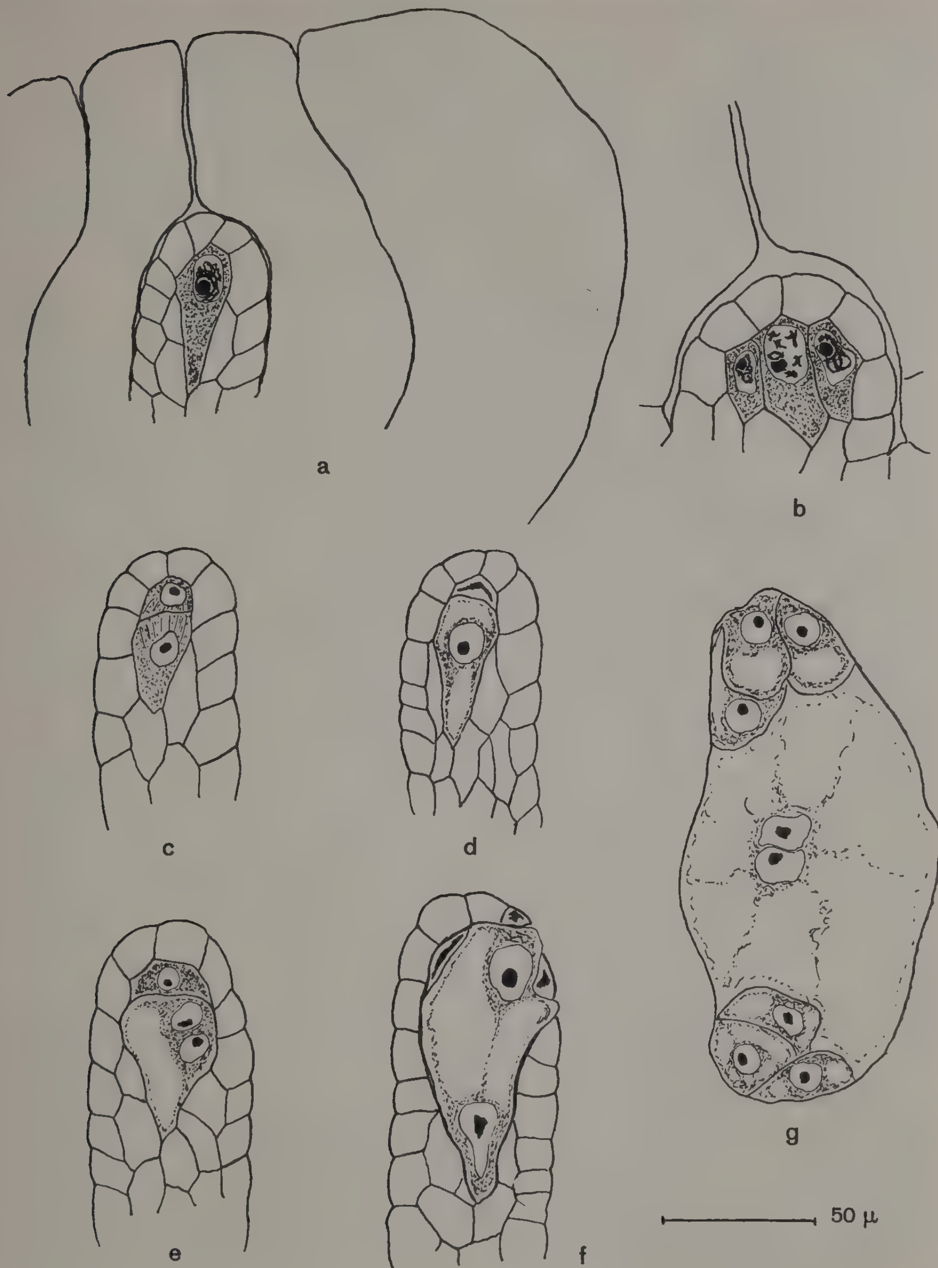


Abb. 5: *Thea sinensis.* Abb. a: Samenanlage mit E. M. Z. — Abb. b: Mehrzelliges Archespor. — Abb. c: Dyade. — Abb. d: E. S. im Einkernstadium, eine degenerierte Schwesterzelle ist sichtbar. — Abb. e: E. S. im Zweikernstadium, die Schwesterzelle bleibt zurück. — Abb. f: E. S., der sich im Zweikernstadium befindet, durchbricht die Nucellusepidermus, die jetzt degenerierte Schwesterzelle ist noch sichtbar. — Abb. g: Neuorganisierter E. S.

keit fand gar keine Wandbildung statt. Die Tetrade konnte daher folgende drei Formen zeigen: 1. drei Zellen in einer Reihe, von denen die mittlere zweikernig war, die übrigen einkernig (dies war der häufigste Fall), 2. zwei Zellen, von denen die obere drei-, die untere einkernig war, 3. eine einzige vierkernige Zelle, was am wenigsten vorkam. In den beiden erstgenannten Fällen entwickelt sich die unterste Zelle meistens zu einem achtkernigen Embryosack, hier hat sich die Entwicklung somit nach dem Normal-Schema vollzogen. Nicht selten, meint MAURITZON, kann im mittleren Fall die obere Spore einen Embryosack bilden. Ich vermute, dass diese Ansicht auf Funden von unreifen Embryosäcken im Sechskernstadium und von reifen mit zwölf Kernen begründet ist. Wenn sich eine vierkernige Coeno-Makrospore gebildet hat, weiss MAURITZON nicht wie die weitere Entwicklung verläuft. Ob dann der »*Lilium*»- oder der »*Peperomia*»-Typ folgt, ist also ungewiss. Ich bin der Ansicht, dass im Hinblick auf den Nachweis der grossen Seltenheit des *Adoxa*-Typs dieser hier nicht auftritt, weshalb die Entwicklung in diesen Fällen wohl dem anderen Schema, nämlich dem »*Peperomia*-Schema», folgt. MAURITZON hat junge sechskernige Embryosäcke und organisierte zwölfkernige angetroffen. Er ist der Ansicht, dass diese aus der oberen dreikernigen Coeno-Makrospore hervorgegangen sind, die sich in den Fällen gebildet hat, wo nach der zweiten Teilung nur eine Wand angelegt wurde. Ein zwingender Beweis dafür, dass eine solche Zelle sich zu einem Embryosack entwickeln kann, fehlt jedoch, weshalb MAURITZON schwerlich dazu berechtigt ist, hier seinen trisporischen Embryosack-Typ aufzustellen. Mir scheint es ebenso wahrscheinlich zu sein, dass diese sechs-, bzw. zwölfkernigen Embryosäcke sich genau so gut aus einer vierkernigen Makrospore entwickelt haben können, in welcher sich bei der folgenden Teilung nur die beiden oberen Kerne geteilt haben.

27. **Sedum spp.** Hier liegt der Normal-Typ vor (vgl. FAGERLIND 1938).

28—32. **Medicago, Melilotus, Lupinus, Cyticus und Hedysarum spp.** Hier kommt wohl immer der Normal-Typ vor (vgl. FAGERLIND 1938).

33. **Xanthoxylum spp.** MAURITZON (1935) vermutet, dass die Entwicklung hier auf Grund des Baus der Stadien, die er als Tetraden betrachtet, dem Normal-, *Scilla*- oder *Adoxa*-Typ folgen kann. Zweifellos liegt hier Aposporie vor. Es ist merkwürdig, dass MAURITZON nicht diese Möglichkeit erörtert. Das verschiedene Aussehen sowohl von älteren wie von jüngeren Embryosäcken liesse sich auch daraus erklären. Abnorm gebaute Embryosäcke sind ja bei Aposporie nicht selten. Die Embryonen bilden sich hauptsächlich aus Nucelluszellen. Bei der nahestehenden *Triphasia aurantiaca* liegt mit grosser Wahrscheinlichkeit auch Aposporie und Nucellarembryonie vor. Die Embryonen ragen bisweilen in mehrkernige aus Nucelluszellen gebildete »Blasen» hinein. MAURITZON betrachtet sie als ein Nucellusendosperm.

Das *Adoxa*-Schema liegt kaum hier vor.

34. **Eugenia spp.** Die Anwesenheit des *Adoxa*-Typs ist hier nicht nachgewiesen oder auch gar nicht wahrscheinlich gemacht (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

35. **Trapa natans.** Hier liegt sicher der Normal-Typ vor (vgl. FAGERLIND

1938). Diese Auffassung wird durch MAHESHWARIs Nachweis dieser Entwicklungsart bei *Trapa bispinosa* bekräftigt.

36. **Aralia spinosa.** DUCAMP (1902) wies hier, wie MAHESHWARI (1938) behauptet, den *Adoxa*-Typ nach und kommentiert: »Needs reinvestigation». Einen Nachweis des *Adoxa*-Typs als normale Erscheinung kann ich jedoch in DUCAMPs Arbeit üherhaupt nicht finden. Dieser Fall kann also ohne weiteres gestrichen werden. Wenigstens folgen andere *Aralia*-arten dem Normal-Schema (vgl. DUCAMPs Bildmaterial).

37. **Limnanthes Douglasii.** Auf Grund der Arbeit von STENAR (1925) rechnete MAHESWARI (1938) *Limnanthes Douglasii* zu den sicher korrekten Angaben über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs. In meiner Zusammenstellung (FAGERLIND 1938) lauteten die Kommentare: »STENAR (1925) fand hier den *Adoxa*-Typ. Abweichungen in der Kernanzahl kamen jedoch manchmal vor. Die Untersuchung liefert kaum einen zwingenden Beweis für das Vorhandensein des fraglichen Entwicklungsschemas. Im zweikernigen Stadium kommt eine Vakuole vor, der aber keine grössere Bedeutung zugeschrieben werden kann, da sie bereits in der E. M. Z. vorhanden ist. Nachuntersuchung ist erwünscht.»

Die erwähnten Abweichungen in der Kernanzahl bestanden in dem Vorkommen jüngerer Embryosäcke mit nur 3 Kernen.

Die erwünschte Nachuntersuchung ist jetzt von mir selbst ausgeführt worden. Das Material stammte von der Systematischen Abteilung des Bergianischen Gartens. Die Untersuchung führte zu folgendem Ergebnis.

Ein Tenuinucellus mit einem potentiell mehrzelligen Archespor liegt vor (Abb. 6 a). Nur eine Archesporzelle scheint entwicklungsfähig zu sein. Deckzellen werden niemals abgeschnürt. Schon lange bevor die meiotischen Prophasen in den E. M. Z. begonnen haben, sind die letzteren mit umfangreichen Vakuolen versehen. In der Regel trifft man eine grössere unter dem Kern und eine etwas kleinere oberhalb desselben an (Abb. 6 a—c). Während des Auftaktes zur Meiosis nimmt die E. M. Z. stark an Umfang zu und hierbei wächst im selben Verhältnis auch der Umfang des Kernes und der Vakuole. Bis zu diesem Stadium verläuft die Entwicklung in Übereinstimmung mit STENARs Darstellung.

Nebenbei möchte ich auf eine nicht uninteressante Abnormität hinweisen. Sie ist aus Abb. 7 g ersichtlich. Ausser dem legitimen liegt noch ein weiteres ebenfalls subepidermales und mehrzelliges Archespor vor. Dies liegt in der Spitze des alleinstehenden Integuments. Hierin möchte ich eine Stütze für die vielleicht erst von VERMOESEN (1911) und letzthin vom Verfasser (FAGERLIND 1937) vertretene Ansicht sehen, dass das ganze Ovulum und nicht nur der Nucellus als homolog mit einem Sporangium zu betrachten ist.

Wenn die E. M. Z. sich in Diakinese befindet, können deutlich 5 Gemini beobachtet werden. Die früheren Angaben von STENAR (1925) und FRIES (1937), dass die Zahl n bzw. 2 n 5 bzw. 10 entspricht, finden somit ihre Bestätigung. Die erste meiotische Teilung ergibt 2 Kerne, welche weit auseinander rücken und durch die untere grosse Vakuole voneinander getrennt werden. Der untere von den beiden Kernen wird in den meisten Fällen bald, oder ist vielleicht schon von Anfang an bedeutend kleiner als der obere (Abb. 6 d).

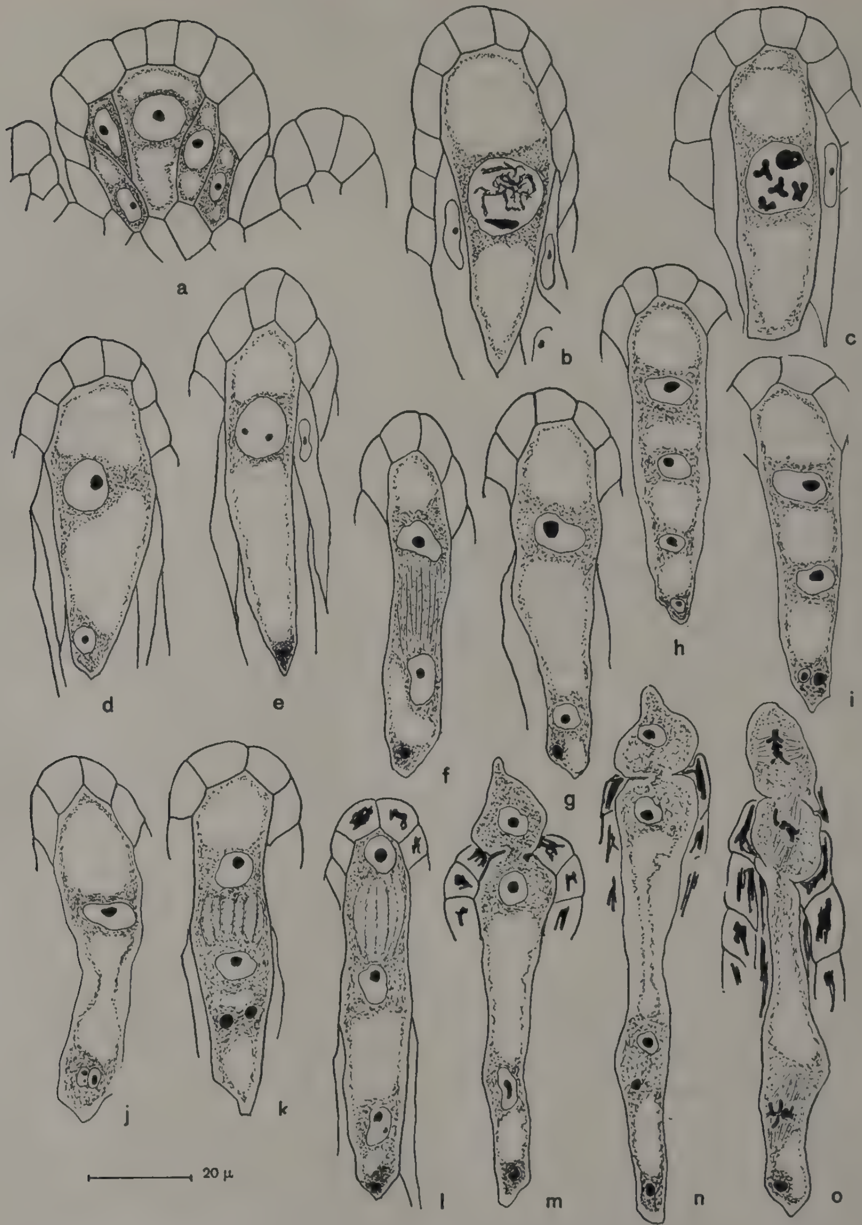


Abb. 6: *Limnanthes Douglasii.* — Abb. a: Mehrzelliges Archespor. — Abb. b—c: E. M. Z. in verschiedenen Entwicklungsstufen. Abb. d—e: Dyadenstadien verschiedenen Alters. — Abb. f—k: Verschiedenes Aussehen des Tetradenstadiums. — Abb. l: E. S. unmittelbar nach Teilungsschritt Nr. 3. — Abb. m—n: Ein etwas älteres Stadium als das vorhergehende, E. S. durchbricht die Nucellusepidermis. — Abb. o: Die letzte Teilung im E. S.

Er sieht später oft degeneriert aus und bildet schliesslich nur ein stark färbbares fast homogen kugelförmiges Gebilde, welches mehr oder weniger dicht an der Embryosackwand liegt (Abb. 6 e). Danach teilt sich der obere Kern, wodurch



Abb. 7: *Limnanthes Douglasii.* — Abb. 63: Abschluss der letzten Teilung im E. S. — Abb. a—d: Neuorganisierte Embryosäcke mit verschiedener Kernanzahl. — Abb. e: Älterer E. S. — Abb. f: Früheres Stadium in der Entwicklung des Embryos und des Endosperms. — Abb. g: Samenanlage mit zwei Archesporen, das eine nimmt eine abnorme Lage ein.

ein 3-kerniger Embryosack entsteht (Abb. 6 f). Bisweilen unterliegt vielleicht jetzt schon, sonst oft später, der mittlere Kern demselben Schicksal, dem der untere von den beiden Kernen nach der ersten meiotischen Teilung unterworfen

war. Das Tetradenstadium wird daher bei *Limnanthes Douglasii* meistens durch 3 Kerne in einer Zelle vertreten. Von diesen Kernen ist der oberste am grössten und ganz vital, der mittlere kleiner und meistens von vitalem Aussehen und der unterste von degeneriertem Aussehen (Abb. 6 f—g). Ein vierkerniger Embryosack entsteht dadurch, dass nur der oberste Kern die nächste Teilung mitmacht (Abb. 6 l). Durch die Teilung der Tochterkerne entsteht der vollausgebildete sechskernige Embryosack, der sich organisiert (Abb. 7 b). Der hier beschriebene Entwicklungsverlauf ist in Abb. 8 schematisch dargestellt, wo er von der Reihe D repräsentiert wird. Dieser Verlauf ist jedoch nicht der einzig vorkommende und sicher auch nicht der gewöhnlichste.

Wenn sich eine 3-kernige tetrasporische Coenomakrospore bildet, scheint die Entwicklung bis zu diesem Stadium immer gleichartig zu sein. Die folgende Entwicklung wurde ebenfalls beobachtet (Reihe C in Abb. 8). Von den drei »Tetradenkernen» teilt sich der oberste, der mittlere teilt sich nicht, bewahrt aber sein vitales Aussehen (Abb. 6 l). Hierauf folgt eine Streckung des Embryosackes. Dieser durchbricht den Nucellusgipfel, und wächst weiter in die Mikropyle hinein. Die Nucelluszellen zeigen bereits als die Teilung erfolgte, einen degenerierten Inhalt. An der Durchbruchsstelle selber verengert sich der Embryosack, es kommt also in diesem Stadium, unmittelbar unter der Embryosackspitze ein sehr charakteristischer »Isthmus» vor (Abb. 6 m). Der oberste Kern wandert in die Embryosackspitze hinein, er liegt dann also oberhalb des Isthmus, der Schwesterkern bleibt unmittelbar unterhalb des letzteren (Abb. 6 m). Mit Sicherheit kann wohl angenommen werden, dass der Verlauf der gleiche ist, wenn die Entwicklung nach der D-Reihe oder nach einer von den anderen Reihen sich vollzogen hat. Er wird hier beschrieben, da die meisten Fälle der C-Reihe zu folgen scheinen, weshalb die Untersuchungen dann leichter werden. Wenn die Entwicklung der C-Reihe folgt, teilen sich nach diesem Vorgang sämtliche »vitale» Kerne im Embryosack. Infolgedessen teilt sich auch ein Kern, der während der vorhergehenden Teilungsphase den Teilungsverlauf nicht mitgemacht hat. Dieser Kern wäre demnach »erweckt» worden und hätte seine Fähigkeit zur Teilung wiedererlangt. Genau die gleiche Erscheinung wurde von PALM (1915) bei *Tanacetum* nachgewiesen. Abb. 6 o zeigt diese Teilung. Das Ergebnis sind 3 Kerne oberhalb des Isthmus, was darauf beruht, dass der zweitoberste Kern während seiner Teilung eine im Isthmus selber liegende Spindelfigur gebildet hat, ferner ein Kern unmittelbar unterhalb des Isthmus und drei Kerne im unteren Pol, von denen nur zwei vital sind. Von diesen zwei letzteren ist oft einer von geringerer Grösse. Das Ergebnis der Entwicklung nach der C-Reihe ist also ein siebenkerniger Embryosack (Abb. 7 c).

Die C-Reihe unterscheidet sich von der D-Reihe dadurch, dass ein Kern, der im letztgenannten Fall die Fähigkeit sich zu teilen ganz verloren hat, erwacht und sich einmal teilt. Einen weiteren Schritt in der Richtung zu »gesteigerter Vitalität» bildet die B-Reihe (Abb. 8). Hier hat sich der mittlere Kern in der 3-kernigen tetrasporischen Coenomakrospore gleichzeitig mit dem obersten geteilt. (Abb. 6 n — eine andere Erklärung der Abb. ist jedoch möglich, siehe unten). Einer von den Tochterkernen des mittleren Kernes erhält bald ein

degeneratives Aussehen. Die Kerne von vitalem Aussehen teilen sich aufs neue und das Ergebnis ist ein 8-kerniger Embryosack. (Abb. 7 a und d).

Andere Möglichkeiten zur Erklärung der Abb. 6 n lassen sich jedoch auch denken, nämlich die folgenden: die beiden Kerne um den Isthmus sind Tochterkerne des obersten Sporenkernes, der unterste von den vitalen Kernen ist ein Sporenkern, die beiden Kerne von degenerativem Aussehen bilden je einen Sporenkern. Die Entwicklung wäre dann also nach der A-Reihe in Abb. 8 verlaufen. Ist diese Erklärung richtig, so wäre der 8-kernige Embryosack genau so wie in der C-Reihe dadurch bedingt, dass ein Kern, der sich während eines Teilungsverlaufes nicht geteilt hat, zu neuer Teilungsfähigkeit »erwacht» ist. Eine Stütze für diese Erklärung bilden die Abb. 6 h—i und möglicherweise auch k. Diese zeigen, dass sich in der Coeno-Makrospore bisweilen 4 Sporenkerne bilden können. Die untere Dyadenzelle hat sich also geteilt. Die abgebildeten Fälle sind alle, die von mir angetroffen worden sind, d. h. es sind nur 3 solche Fälle festgestellt worden, von denen möglicherweise für den in Abb. 6 k dargestellten Fall eine andere Erklärung gegeben werden kann. Er kann vielleicht das Stadium 6 in der D-Reihe sein (vgl. Abb. 8. — Beachte jedoch den Unterschied in der Vakuolisierung zwischen Abb. 6 k und l). Einen bisher nicht erörterten Fall des Aussehens der »Tetrade» zeigt Abb. 6 j.

In dem gerade fertig organisierten Embryosack bleibt die Isthmusbildung bestehen. Zu dieser hinab erstreckt sich die Eizellenspitze. Die Synergiden reichen nicht so weit hinab. In den meisten Fällen ist es schwer, die Zellwände des Eiapparates bis zur Embryosackperipherie zu verfolgen. Wenn dies möglich ist, kann an den Synergiden eine »Hakenbildung» nachgewiesen werden (Abb. 7 d). Der obere Polkern liegt unmittelbar unter dem Isthmus und hat immer ein vollständig vitales Aussehen. Der untere Polkern hat oft ein degeneratives Aussehen, die Folge einer Entwicklung nach der D-Reihe. Die Antipodenzellen sind ihrer Anzahl nach 1, 3 oder 2. Im letzteren Fall kann die eine Zelle zweikernig sein. Die Antipodenkerne zeigen meistens ein degeneratives Aussehen, sie sind oft Derivate früherer Embryosacksteilungen und bestehen aus Kernen, die früher die Fähigkeit zu weiteren Teilungen verloren haben. Sämtliche Kerne zeichnen sich in dem fertigorganisierten Embryosack durch extrem grosse Nucleolen aus.

In sämtlichen Embryosäcken, wo die Isthmusbildung nicht verwischt ist, was immer allmählich erfolgt, sind Antipodenzellen beobachtet worden (Abb. 7 b—d). Diese scheinen auch in der Regel später zurückzubleiben, wenn der Embryosack sich gewaltig vergrössert (Abb. 7 e), was zu einer vollständigen Umgestaltung seiner Form führt. Unmittelbar nachdem dann der Embryosack fast kugelförmig geworden ist, verschwinden jedoch die Antipoden. Während der Veränderung der Gestalt nehmen die Synergiden und deren Kerne ausserordentlich stark an Umfang zu und übertreffen dann an Grösse bei weitem die Antipoden. Wenn die Synergiden an Grösse zunehmen, verschwindet allmählich die Hakenbildung (Abb. 7 e). Auch der Umfang der Eizelle hat zugenommen, jedoch nicht im selben Verhältnis wie die Synergiden. Ihr Kern ist auch kleiner. Die Synergide, die nicht vom Pollenschlauch durchdrungen wird, bleibt lange intakt. (Abb. 7 f).

STENAR gab an, dass er bisweilen anstatt des »Tetradenstadiums» dreikernige Embryosäcke angetroffen hat. Diese werden folgendermassen erklärt: »Bei *Limnanthes Douglasii* muss sich offenbar der dreikernige Embryosack dadurch gebildet haben, dass im zweikernigen Embryosack nur einer der Kerne sich geteilt hat». Diese von STENAR beobachteten dreikernigen Embryosäcke können möglicherweise mit den von mir beschriebenen dreikernigen »Tetraden» identisch sein. Sie können jedoch auch mit dem Stadium 6 in der C-Reihe identisch sein (Abb. 8). In dem letzteren Fall wäre der Kern von degenerativem Aussehen übersehen oder möglicherweise ganz resorbiert worden. Über die Antipodenkerne schreibt STENAR: »Es tritt sicher niemals Zellbildung im chalazalen Teil des Sackes ein. Die drei Antipodenkerne besitzen nämlich eine sehr kurze Lebensdauer. Ich habe sie in der Tat nur in ein paar Embryosäcken gesehen, obgleich ich recht grosse Mühe aufgewandt habe, solche Stadien zu erhalten. Um so eigentümlicher ist die Angabe HOFMEISTERs (1894, S. 94) über *Limnanthes Douglasii:* 'Die Gegenfüsslerzellen sind stets vorhanden und gleich den Keimbläschen von erheblicher Grösse.' Diese Behauptung ist gänzlich unrichtig.» Aus meiner Darstellung ergibt sich, dass die Antipoden, wenigstens temporär, immer vorhanden sind. HOFMEISTERs Angabe ist also nicht mehr so eigentümlich. Während einer gewissen Periode sind vielleicht die Zellen der beiden Oangien annähernd gleich gross. Während dieser Phasen können sie jedoch kaum als »von erheblicher Grösse» bezeichnet werden. STENAR hat nach dem Vorstehenden zu urteilen, trotz besonderer Anstrengungen selbst temporär auftretende Antipoden nur in Ausnahmefällen gesehen. In meinem Material sind sie durchaus nicht schwer zu finden. Ist es möglich, dass in STENARs Material die degenerativen Kerne zahlreicher gewesen sind als in meinem und dass diese schon früh ganz resorbiert worden sind, d. h. bevor sie wie in meinem Material durch Wandbildung abgesetzt worden sind? Im Hinblick auf die nachgewiesenen Variationen und STENARs Abbildung 4a halte ich dies für ziemlich wahrscheinlich. Die Möglichkeit des Vorkommens der Reihen E und F in Abb. 70 ist daher vorhanden.

Die vielen verschiedenen »Embryosackentwicklungstypen» (die Reihen A-E), die während der Untersuchungen bei *Limnanthes Douglasii* auftauchen, machen es beinahe unmöglich, die beobachteten Phasen immer zu einer wirklichkeitsgetreuen Entwicklungsreihe zu verbinden. Wenn das Material nicht genügend reichhaltig ist, kann man infolge falscher Kombinationen fast jeden beliebigen Entwicklungstyp erhalten. Die Weise, wie ich die von mir beobachteten Phasen miteinander verbunden habe, ist nicht immer die einzig denkbare und deshalb ist sie vielleicht auch nicht immer korrekt. Hier liegt demnach von meiner Seite eigentlich nur ein Erklärungsversuch vor. Ich verschliesse mich also nicht der Möglichkeit, dass auf die von mir skizzierten Entwicklungsreihen A-E noch andere folgen können. Ein Bild, das zu einer von den Entwicklungsreihen gerechnet wurde, kann auch aus einer anderen derartigen Reihe entstanden sein, und zwar dadurch, dass ein »degenerativer» Kern ganz resorbiert wurde, oder auch dadurch, dass ein vitaler Kern »sich zur Ruhe gelegt» und auf diese Weise ein degeneratives Aussehen erhalten hat. Die Hauptsache ist jedoch, und hierin

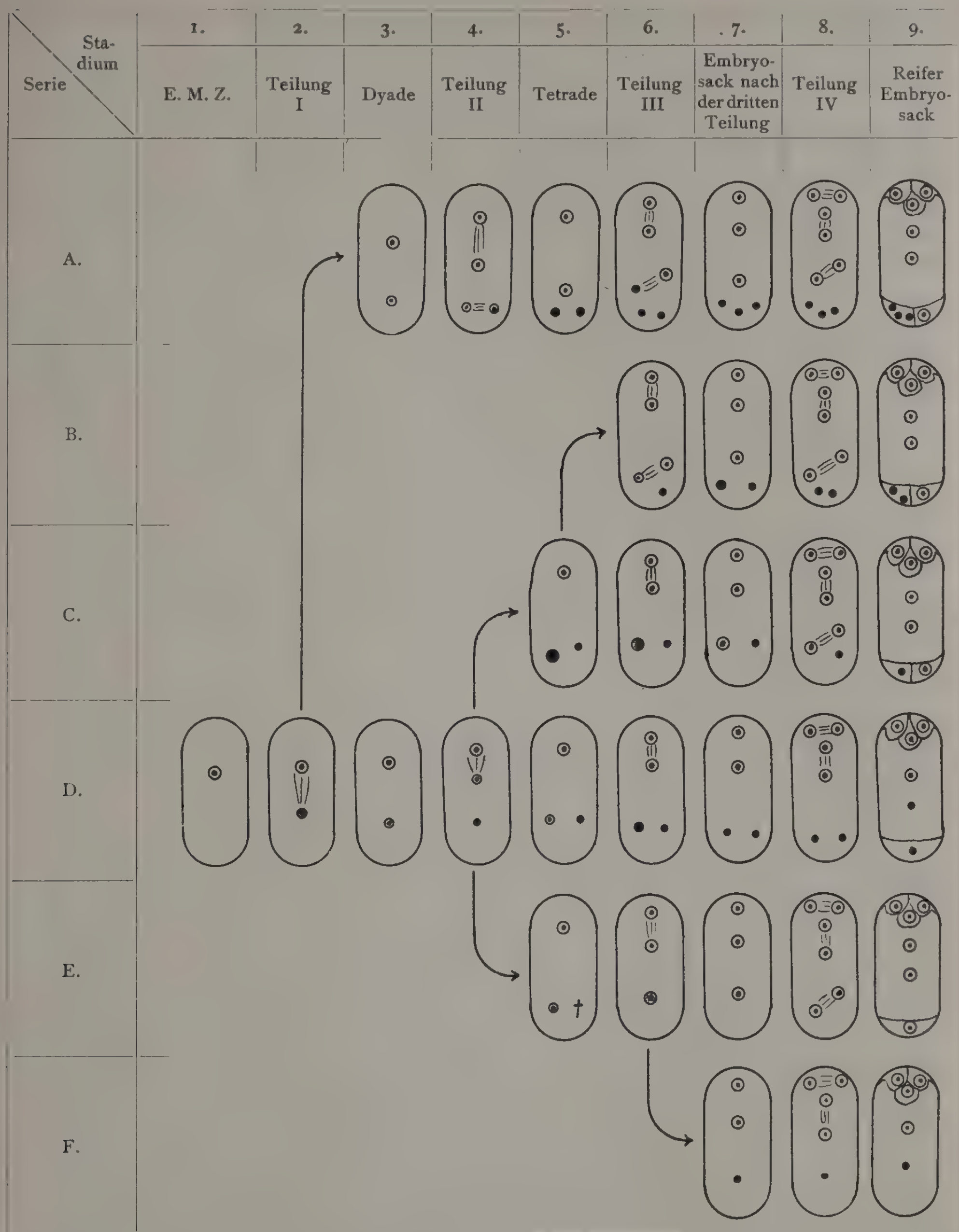


Abb. 8: *Limnanthes Douglasii.* Schematische Darstellung verschiedener Entwicklungsverläufe.

ist die Erklärung sicher richtig, dass bei *Limnanthes Douglasii* der Embryosack einen tetrasporischen Ursprung hat und dass er sich auch mittels vier Teilungsschritten entwickelt. Die Kernanzahl ist jedoch immer bedeutend geringer als 16 (5—8), da bei sämtlichen Teilungen im Embryosack oder in der E. M. Z. das unterste Derivat der untersten Teilungsfigur immer eine Tendenz zur Degeneration hat. Das degenerierte Produkt bleibt jedoch meistens zurück und kann eine Antipodenzelle oder einen Polkern bilden. Obwohl die Kernzahl im fertigen Embryosack niemals mehr als 8 zu betragen scheint, hat die Entwicklung sich demnach nicht nach dem *Adoxa*-typ vollzogen. *Limnanthes* muss stattdessen bei den tetrasporischen erst durch 4 Teilungsschritte vollständig ausgebildeten Embryosäcken eingeordnet werden, und zwar in der Unterabteilung, wo nicht sämtliche Kerne alle Teilungen mitmachen. Solche Fälle liegen früher vor bei *Tanacetum* (PALM 1914 — nach meiner Erklärung von PALMs Ergebnissen, vgl. FAGERLIND 1938), vermutlich auch bei *Ulmus* (FAGERLIND 1938) und bei *Crucianella* (FAGERLIND 1937). Innerhalb dieser Klasse würde *Limnanthes* dann einen ganz extremen Fall bilden, da die Differenz zwischen den Kernen sich bereits im Zweikern-Stadium geltend macht.

38. **Plumbagella micrantha.** — Hier liegt eine Form eines tetrasporischen durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildeten Embryosackes vor, die sich durch Anwesenheit des *Bambacioni*-Phänomens und einer bipolaren Organisation auszeichnet, das *Plumbagella*-Schema in seiner neuen Bedeutung (vgl. FAGERLIND 1937 und 1938).

39—40. **Plumbago und Ceratostigma spp.** — Für gewisse Arten der erstgenannten Gattung ist der *Plumbago*-Typ, eine tetrapolare Form tetrasporischer, bereits durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildeter Embryosäcke festgestellt worden (HAUPT 1934, FAGERLIND 1937, DAHLGREN 1937). Wahrscheinlich ist dieser Typ für diese beiden Gattungen charakteristisch.

41. **Armeria spp.** — In dieser Gattung ist der *Fritillaria*-Typ nachgewiesen worden (FAGERLIND 1938).

42. **Statice spp.** — In dieser Gattung liegen der *Penaea*-Typ und vielleicht auch der *Fritillaria*-Typ vor (FAGERLIND 1938).

43. **Forsythia suspensa.** — Da ANDERSSON (1931) im Gegensatz zu BILLINGS (1901), der hier den *Adoxa*-Typ fand, den Normal-Typ gefunden hat, hält MAHESHWARI (1938) *Forsythia* für einen von den Fällen, wo fälschlich der *Adoxa*-Typ angegeben worden ist. BILLINGS schreibt: »Später teilt sich der Kern der Archesporzelle in zwei, noch später in vier und acht Tochterkerne in normaler Weise». Es macht den Eindruck, als ob BILLINGS im Jahr 1901 sich über den Unterschied zwischen einer Archesporzelle und einem jungen Embryosack wenig im klaren war, weshalb man kaum der Ansicht sein kann, dass er hier beabsichtigte, eine Entwicklung nach dem *Adoxa*-Schema zu beschreiben.

44. **Solanum spp.** — Hier liegt nicht der *Adoxa*-Typ, sondern der Normal-Typ vor (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

45. **Veronica spp.** — Ebenso (vgl. FAGERLIND 1938).

46. **Aphyllon uniflorum.** — Der *Adoxa*-Typ ist hier niemals nachgewiesen

worden, die diesbezüglich von PALM (1915) in der Literatur aufgenommene Angabe beruht auf einem Irrtum (vgl. FAGERLIND 1938).

47. **Rhytidophyllum spp.** — Die Entwicklung ist hier ganz unbekannt (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

48. **Acanthus ilicifolius.** — Der *Adoxa*-Typ ist nicht einwandfrei nachgewiesen worden, der Normal-Typ ist wahrscheinlicher (vgl. FAGERLIND 1938).

49. **Avicennia officinalis,** — PALM (1915) behauptet fälschlich, dass TREUB (1883) hier den *Adoxa*-Typ gefunden habe.

50. **Sambucus spp.** — Auf Grund der Tatsache, dass, bevor LAGERBERG (1909) hier den *Adoxa*-Typ beschrieb, JÖNSSON (1879—80) den Normal-Typ beschrieben hat, betrachtet MAHESHWARI in seiner Zusammenstellung über Fälle des *Adoxa*-Typs *Sambucus* als einen zweifelhaften Fall. Die Grundlage meiner bei der früheren Zusammenstellung gemachten Kommentare bildeten teils Untersuchungen einer geringen Anzahl von LAGERBERGs Originalpräparaten, die mir von Herrn Professor NILS SVEDELIUS bereitwillig zur Verfügung gestellt wurden, teils eigene Präparate von einer anderen Art, nämlich *Sambucus Ebulus*. Dass der Embryosack bei diesen beiden *Sambucus*-arten einen tetrasporischen Ursprung hatte, hielt ich damals für sicher. Über die Frage, ob der *Adoxa*-Typ vorlag, oder nicht, wagte ich mich jedoch nicht zu äussern.

Durch Untersuchung von subspontan bei Tosari in Ostjava gesammeltem *Sambucus canadensis*, ebenso bei Karlberg (Stockholm) und im Bergianischen Garten gesammeltem *Sambucus Ebulus*, wurde untenstehendes Ergebnis erhalten.

Das Archespor ist einzellig, eine Deckzelle wird nicht abgeschnührt (Abb. 9 a—b). Der Nucellus zeigt den Bau eines Tenuinucellus. Die Archesporzelle befindet sich in Ruhelage, wenn das Integument ziemlich weit in seiner Entwicklung fortgeschritten ist. Nach JÖNSSON, der *Sambucus racemosa* untersucht hat, erfolgt die erste Teilung der E. M. Z. sehr früh, bevor das Integument die Spitze des Nucellus erreicht hat. Die vier Tochterzellen sollen schon angelegt worden sein, als das Integument sich über dem Nucellus zusammengeschlossen hatte. Bei *Sambucus canadensis* und *Ebulus* hat die E. M. Z. jedoch zu diesem Zeitpunkt das Diakinesestadium noch nicht erreicht. Der Fall, den LAGERBERG bei *Sambucus racemosa* abbildet, wo die E. M. Z. sich in Diakinese befindet, zeigt einen Nucellus, der mit dem Nucellusbau in der Ovula, wo das Integument sich bereits geschlossan hat, übereinstimmt. Man kann demnach als sicher annehmen, dass JÖNSSON sich geirrt hat. Möglicherweise sind in schief geschnittenem Material Epidermiszellen mithineingeraten, die als Sporen erklärt wurden. Bei *Sambucus racemosa* gibt LAGERBERG an, dass die Vakuolenbildung im Zweikernstadium (= Dyadenstadium) einsetzt. Bei *canadensis* und vor allem bei *Ebulus* kommen grosse Vakuolen bereits, wenn die E. M. Z. sich in Diakinese befindet, vor (Abb. 9 c). Die Anwesenheit von Vakuolen bildet also kein Hindernis dafür, dass der Embryosack tetrasporisch ist. Bei den meiotischen Teilungen (Abb. 9 b—i) bilden sich keine Wände. Der Embryosack ist also tetrasporisch. Während der ersten Anaphase weisen die Spindelfäden jedoch in ihrem zentraleren Teil Verdickungen auf, diese Verdickungen sind in die Länge gezogen und scheinen sich niemals im Phragmoplast zu einer Zellplatte »zu sammeln».

Durch eine dritte Teilung wird der Embryosack achtkernig, wonach die Organisierung in gewöhnlicher Weise erfolgt (Abb. 9 j).

Aus dem Obenstehenden geht hervor, dass *Sambucus canadensis* und *Ebulus* dem *Adoxa*-Schema folgen. Dass der Fall bei *racemosa* gleichartig ist, kann wohl niemand länger bezweifeln. Diese drei Arten gehören verschiedenen Sektionen innerhalb der Gattung an, man hat also Grund dafür, den *Adoxa*-Typ hier als einen Gattungscharakter zu betrachten. Die Anwesenheit von dem, was LAGERBERG »ein spezifisch leitendes Gewebe» nannte, d. h. eines Gewebes aus grossen Zellen, welche an Meiosis erinnernde Phänomene aufwiesen und das an einer gewissen Stelle an der Naht der zusammengewachsenen Fruchtblätter liegt, ist auch bei den von mir untersuchten Arten festgestellt worden.

Von sämtlichen Fällen, wo angeblich der *Adoxa*-Typ vorkommen soll, findet sich der *Adoxa*-Typ im engeren Sinne nur bei *Adoxa* und *Sambucus*. LAGERBERG war der Ansicht, dass ausser einer ganzen Reihe von aufgezählten Ähnlichkeiten die Anwesenheit des »spezifisch leitenden Gewebes» und der *Adoxa*-Entwicklung bei *Adoxa* und *Sambucus* eine starke Stütze für die Auffassung einer näheren Verwandtschaft zwischen diesen Gattungen bildete. Solange man den *Adoxa*-Typ als eine gewöhnliche Embryosackentwicklungsmethode betrachtete, war vielleicht die Übereinstimmung der Embryosackentwicklung bei den beiden Gattungen nicht so bedeutungsvoll. Durch den Nachweis, dass der *Adoxa*-Typ äusserst selten ist und vielleicht nur bei den fraglichen Gattungen vorkommt, musste LAGERBERGs Ansicht über einen engeren Zusammenhang hier grössere Wahrscheinlichkeit gewinnen. Ich glaube mich keiner Übertreibung schuldig zu machen, wenn ich diese Verwandtschaft als sicher festgestellt betrachte. Der gleichzeitigen Anwesenheit zweier so selten vorkommenden Charaktere wie der *Adoxa*-Typ und »das spezifisch leitende Gewebe» muss eine entscheidende Bedeutung zugemessen werden. Hier liegt also ein neuer Beweis dafür vor, dass auch die Embryosackentwicklung systematisch von Bedeutung ist, was in den letzten Jahren von verschiedener Seite mündlich und schriftlich bestritten worden ist.

51. **Adoxa moschatellina.** — Hier ist der *Adoxa*-Typ, der ursprünglich von JÖNSSON (1879—80) und später von LAGERBERG (1909) beschrieben wurde, von FAGERLIND (1938) durch Untersuchungen von LAGERBERGs Originalpräparaten bestätigt worden.

52. **Pyrethrum balsaminatum.** — Im Jahr 1938 kommentierte ich diesen Fall folgendermassen: »WARD (1880) schildert eine Entwicklung in Übereinstimmung mit dem *Adoxa*-Schema. Eine Vakuolenbildung kommt sowohl im Ein- wie im Zweikernstadium vor. Die Möglichkeit, dass Apomeiosis und Apomixis vorliegt, ist nicht ausgeschlossen, aber auch wenn dies nicht der Fall wäre, ist das *Adoxa*-Schema hier doch nicht einwandfrei nachgewiesen.»

Eine Nachuntersuchung ist jetzt an ein paar von den im Bergianischen Garten, Stockholm, vorhandenen Individuen ausgeführt worden. Die untenstehenden Ergebnisse stammen von einer besonderen Parzelle her. Das übrige Material verhielt sich in gewissem Umfang andersartig, ein mehrzelliges Archespor und Sterilitätsphänomene traten hier auf. Sie werden vielleicht in anderem

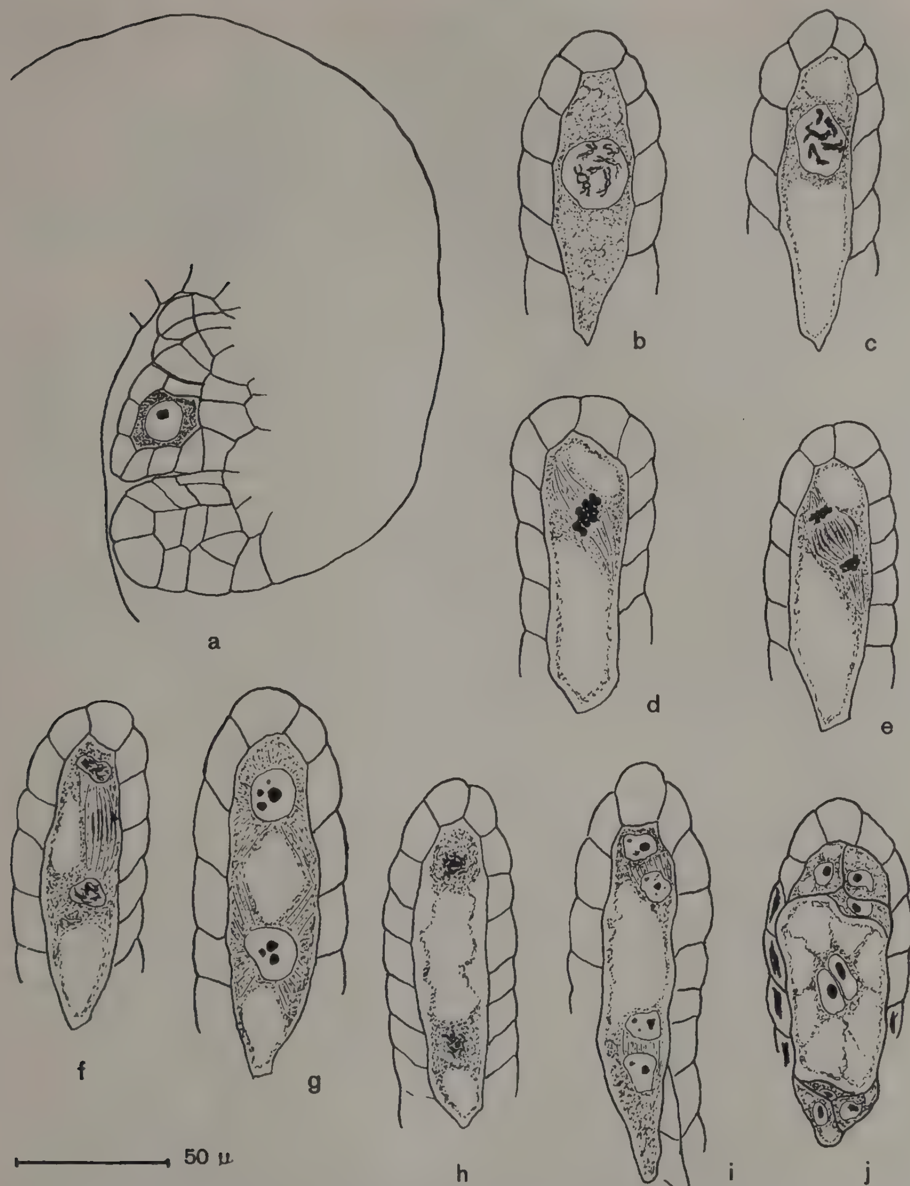


Abb. 9: *Sambucus Ebulus*. — Abb. a: Samenanlage mit E. M. Z. — Abb. b—i: Verschiedene Phasen während der Makrosporogenese. — Abb. j: Organisierter E. S.

Zusammenhang behandelt werden. In keinem Fall ist jedoch der *Adoxa*-Typ nachgewiesen worden.

Wie bei anderen Kompositen liegt ein Tenuinucellus vor. Deckzellen kommen nicht vor. Das Archespor ist selten ein-, meistens zwei- und selten dreizellig (Abb. 10 a). Durch die erste meiotische Teilung bilden sich zwei Kerne,

von denen der oberste bald oder vielleicht schon von Anfang an bedeutend grösser ist als sein Schwesterkern (Abb. 10 b). Die beiden Kerne machen die Teilung II mit. Die vier Kerne können verschiedene Lagen im Verhältnis zueinander einnehmen, meistens liegen sie in einer Reihe. Die Grösse der Kerne nimmt dann mit der Abnahme des Abstandes zwischen dem Kern und dem unteren Pol ab (Abb. 10 c). Liegen zwei Kerne in gleicher Höhe, so sind sie annähernd gleich gross (Abb. 10 b). Bis jetzt sind keine Vakuolen beobachtet worden. Die vierkernige Coenomakrospore dehnt sich nun in der Länge aus, die Kerne nehmen dann eine deutliche 1 + 3-Stellung ein (Abb. 10 d). Der alleinstehende Kern hat an Umfang zugenommen. Die Mitglieder der Dreikerngruppe sind jetzt alle klein, aber annähernd gleich gross. Die Dreikerngruppe liegt an der Basis des Embryosackes. Der grosse Kern liegt in oder unterhalb von dem Mittelpunkt. Vakuolen bilden sich sowohl oberhalb wie unterhalb des grossen Kerns. Diese vereinigen sich später und bilden zwei grössere Vakuolen, von denen die eine oberhalb des grossen Sporenkernes und die andere zwischen diesem und den drei kleinen Sporenkernen zu liegen kommt. Sämtliche Archesporzellen entwickeln sich wenigstens in der Regel bis zu diesem Stadium. Danach entwickelt sich meistens nur eine Zelle weiter, während die anderen allmählich degenerieren. Den nächsten Schritt in der Entwicklung zeigt Abb. 10 e. In der Nähe der Basis des Embryosackes, aber auf seiner lateralen Seite hat sich eine Ausstülpung von blasenförmiger Gestalt gebildet. Diese wird von der unteren Vakuole ausgefüllt und nur eine dünne Plasmaschicht trennt in der Blase die Vakuole von der Zellwand. Der grosse Sporenkern nähert sich nun der Mündung der Blase im »Coenomakrosporenkörper» (Abb. 10 f) und wandert schliesslich in die »Blase» hinüber (Abb. 10 g—i). Während dieser Vorgänge hat die Blase an Umfang zugenommen, während sich gleichzeitig die Vakuolisierung des Embryosackes verändert hat, was aus Abb. 10 e—i hervorgeht. Anfangs liegt die Blase eingeklemmt zwischen den jungen Embryosäcken und den somatischen Zellen der Chalaza, später, wenn sie sich ausdehnt, bahnt sie sich einen Weg zwischen diesen hindurch und schafft sich in der Kavität zwischen dem Nucellus und der Integumentbasis einen Ausweg. Wenn die Schnittfläche nicht in einer ganz bestimmten Weise im Verhältnis zum Embryosack liegt, kann der Zusammenhang zwischen der Blase und dem alten Sporenkörper nicht beobachtet werden. Man erhält dann Bilder, die unwillkürlich an Aposporie denken lassen. Ganz besonders ist dies der Fall, wenn ein nahegelegener Embryosack im Begriff ist, zu degenerieren. So erklärte der Verf. ursprünglich Abb. 10 h, die den ersten untersuchten Fall darstellt, als einen Fall von Aposporie. Ich glaubte damals, dass der daneben liegende Embryosack die allein vorkommende degenerierte Archesporzelle sei. Dass diese Erklärung falsch war, zeigten ja die weiteren Untersuchungen. Die degenerierende Zelle ist ein junger Embryosack, die drei kleineren Sporenkerne können, wenn auch nur schwer, an der Basis der Zelle beobachtet werden.

Wenn die »Blase» das somatische Gewebe durchbrochen hat, befindet sich im Embryosack nur eine grosse Vakuole, die jetzt den ganzen alten Sporenkörper und einen grossen Teil der »Blase» bis auf die dünne plasmatische

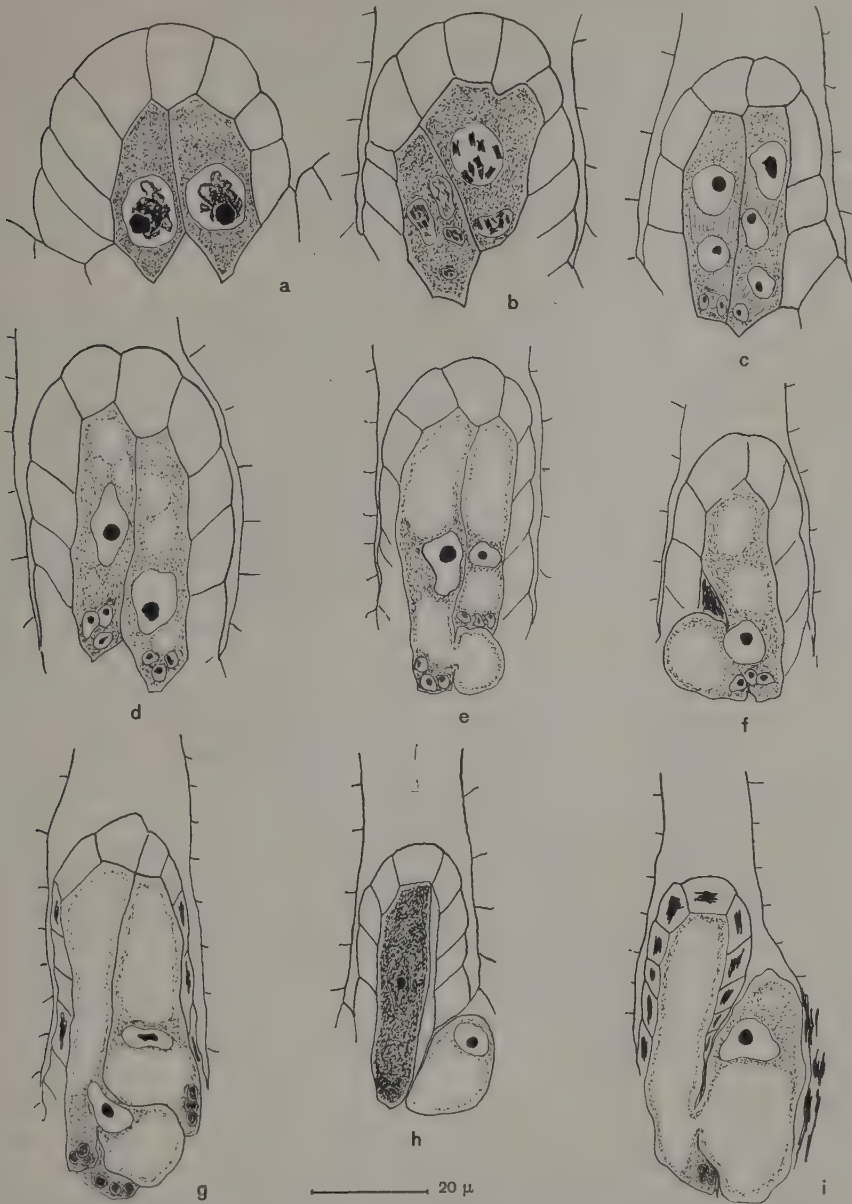


Abb. 10: *Balsamita vulgaris.* — Abb. a: Zweizelliges Archespor. — Abb. b—c: Dyade und Tetraden. — Abb. d: Die Kerne nehmen verschiedene Lagen (1 + 3) und Grössen ein. — Abb. e: Die Coenomakrospore »wächst» durch Austreiben einer basalen lateralen »Blase». — Abb. f—i: Die Blase entwickelt sich weiter, die Kerne ändern ihre Lage, der grösste wandert in die Blase hinein.

Wandschicht ausfüllt. In der oberen Hälfte der »Blase» befindet sich eine grössere Plasmaanhäufung, in der jetzt der grosse Sporenkern liegt. Oberhalb desselben sieht man eine kleinere Vakuole (Abb. 10 i). Die kleinen Sporenkerne,

die jetzt ganz degenerativ aussehen, findet man basal im alten Sporenkörper unterhalb der Mündung der »Blase» in denselben wieder.

Die Bildung der »Blase» bei *Pyrethrum balsaminatum* muss als eine Phase in einem für diese Pflanze charakteristischen Sporenkeimungsverlaufe betrachtet werden. Dieser Verlauf erinnert an die bei einigen anderen Pflanzen beschriebenen, wo die Sporenkeimung mit Hilfe von basalen, apikalen oder lateralen Schläuchen erfolgt. Solche Fälle sind für gewisse Crassulazeen, für *Oenothera*, für *Siparuna* und mehrere Rubiazeen beschrieben worden (siehe FAGERLIND 1937 und die dort genannte Literatur).

Wenn die »Blase» aus dem Gewebe, in dem sie eingebettet gewesen war, hinausgelangt ist, dehnt sie sich noch weiter aus. Schliesslich erhält ihr oberes Ende jedoch eine schlauchförmige Gestalt und wächst ein gutes Stück in die Mikropyle hinauf (Abb. 11 a). Der Kern hat sich die ganze Zeit hindurch in der Schlauchspitze befunden. Er teilt sich (Abb. 11 b) und die Tochterkerne legen sich auf die beiden Seiten einer apikalen voluminösen Vakuole, die sich jetzt gebildet hat. Durch zwei weitere Teilungen bilden sich im Schlauch 8 Kerne, und zwar vier oberhalb von der apikalen Vakuole und vier unterhalb von derselben. Das obere Quartett bildet das mikropylare Oangium, das untere den unteren Polkern und 3 Antipodenzellen. Die Antipoden liegen in einer einfachen Reihe übereinander. Die untere Antipodenzelle steht in Verbindung mit der »Blase» und dem alten Sporenkörper, in den meisten Fällen können in dieser so gebildeten untersten Zelle ausser dem Antipodenkern die drei kleinen Sporenkerne beobachtet werden, die jetzt in die »Blase» hinübergewandert und stark degeneriert sind (Abb. 11 b—c). Die Antipodenkerne teilen sich, die Teilungsprodukte verschmelzen miteinander (Abb. 11 d). Wieviele Kerne sich in jeder Antipodenzelle bilden und wieviele in den Verschmelzungsprodukten enthalten sind, ist nicht festgestellt worden. Die Zellen des Eiapparates zeichnen sich durch eine extreme Dehnung aus (Abb. 11 d). Sie strecken sich alle schlangenförmig in das Embryosacklumen hinein. Die Synergiden scheinen auch eine Streckung in der entgegengesetzten Richtung zu erfahren. Ob man hier von regelrechten Synergidenhaustorien sprechen kann, lasse ich dahingestellt sein. Wenn der Embryosack befruchtungsreif ist, können keine Spuren von den kleinen Sporenkernen beobachtet werden. Diese sind jetzt sicher resorbiert (Abb. 11 d).

Bei *Pyrethrum balsaminatum* liegt also kein Fall des *Adoxa*-Typs vor. Es ist ja ganz klar, dass WARD die kleinen Sporenkerne nicht gesehen hat und dass das in den Abb. 10 d—g dargestellte Stadium als E. M. Z. erklärt worden ist. Hierdurch erhält man die Erklärung für die Angabe, dass der Embryosack bei *Pyrethrum balsaminatum* vakuolisiert war und dass er durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildet worden war. In Wirklichkeit haben 5 Teilungsschritte stattgefunden, also ebensoviele wie beim Normal-Typ. Der Auftakt zur Embryosackbildung deutete ja doch auf einen tetrasporischen Embryosack hin. Embryosackentwicklungen, die in der Hauptsache mit dem hier beschriebenen Verlauf übereinstimmen, sind früher beschrieben worden. Die älteste ist der *Cornus*-Fall. Bei zwei Arten soll sich hier eine vierkernige Coenomakrospore

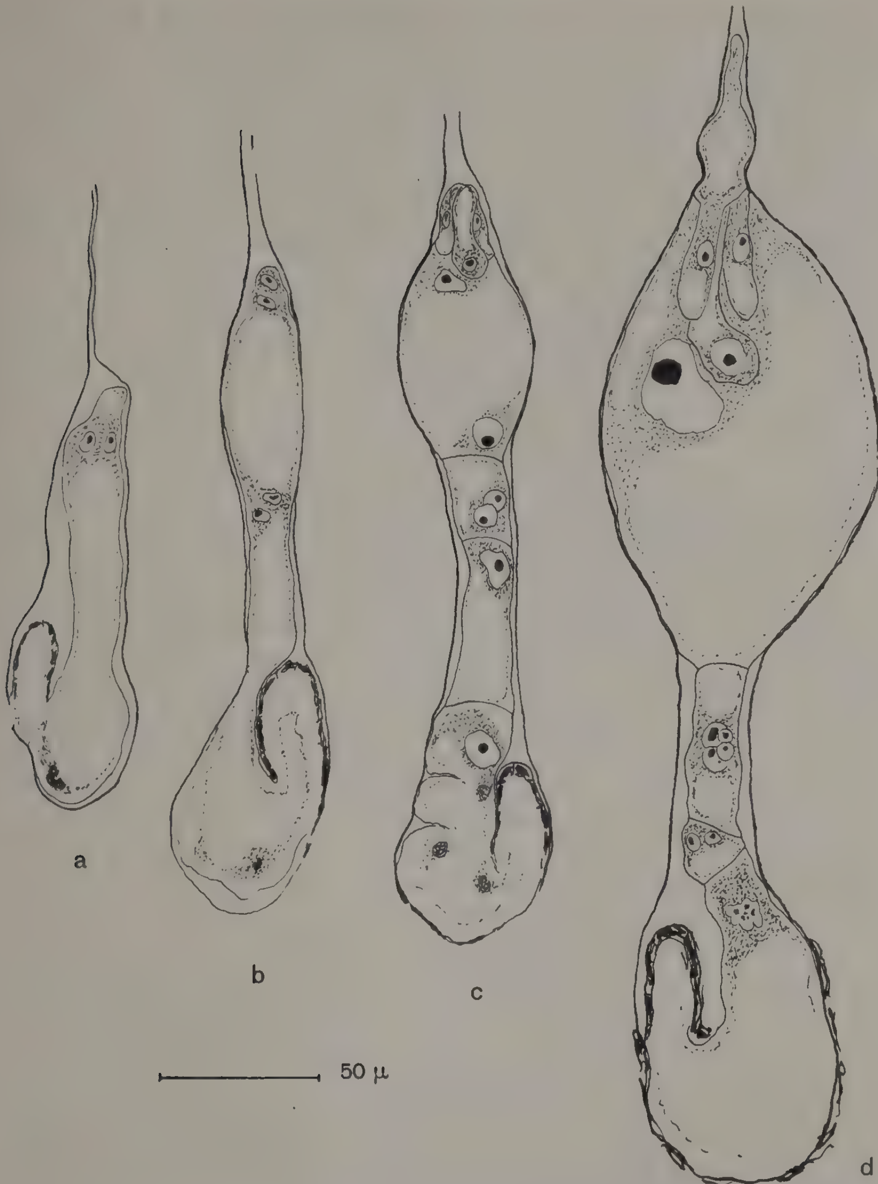


Abb. 11: *Balsamita vulgaris.* Die Blase verwandelt sich in einen Schlauch, der den eigentlichen Embryosack bildet.

bilden, und zwar dadurch, dass drei Kerne sich basal verschoben und abstarben und der verbleibende drei weitere Teilungsschritte mitmachte, wodurch ein achtkerniger Embryosack entstand. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, dass hier stattdessen der *Fritillaria*-Typ vorgelegen hat (vgl. FAGERLIND 1938). Im Zusammenhang mit der von mir geplanten Arbeit über tetrasporische Embryosäcke

habe ich die Absicht, an *Cornus* eine Nachuntersuchung vorzunehmen. Sicherer sind jedoch die beiden übrigen Fälle. PALM beschrieb sehr kurz (1915), dass sich bei *Pyrethrum corymbosum* durch Meiosis eine vierkernige Coenomakrospore bildete. Die 4 Sporenkerne wurden bald durch Vakuolen voneinander getrennt, während gleichzeitig der obere Sporenkern an Umfang zunahm. Die drei übrigen Sporenkerne nehmen jetzt an Grösse ab, die oberste Vakuole nimmt an Umfang zu. Die drei kleinen Sporenkerne weisen niemals Teilungen auf, allein der mikropylare Kern bildet den Embryosack. Mehr ins Einzelne gehend, weshalb dieser Fall auch sicherer ist, ist die Beschreibung für *Anthemis tinctoria*, die HOLMGREN (1916) gegeben hat. Hier verschieben sich früh drei Sporenkerne in der Coenomakrospore gegen den unteren Pol, der vierte nimmt an Umfang zu und besitzt dann allein die Fähigkeit zur Teilung. Durch die Tätigkeit dieses Kernes bilden sich 8 Embryosackkerne. Die drei kleinen Sporenkerne erhalten sich lange. Sie bilden einen Bestandteil des befruchtungsreifen Embryosackes. Ob dies auch bei *Pyrethrum corymbosum* der Fall war, geht nicht aus PALMs Beschreibung hervor. Möglicherweise kommt bisweilen eine gleichartige Entwicklung auch bei *Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* vor (siehe Nr 53). Der eben beschriebene Entwicklungstyp ist von mehreren Forschern als eine Variante des Normal-Typs betrachtet worden. Man hat ihn als ein vermittelndes Bindeglied zwischen dem Normal-Typ und den tetrasporischen Typen aufgefasst. In der gleichen Weise haben PALM (1915) und andere den *Tanacetum*-Typ (PALM 1915) als ein Bindeglied zwischen dem Normal-Typ und dem bisporischen Typ betrachtet. Hierin rein phylogenetische Übergänge erblicken zu wollen, ist sicher unberechtigt. Die erwähnten Typen sind wohl keine Übergangsformen, sondern eine Weiterentwicklung der tetrasporischen Embryosäcke, also extreme Beispiele derjenigen Fälle, wo die tetrasporischen Embryosäcke sich dadurch kennzeichnen, dass ein oder mehrere Kerne die letzten Teilungen nicht mitmachen. Nähere Kommentare behalte ich mir für meine Arbeit über tetrasporische Embryosäcke vor.

53. **Erigeron Karwinskianus var. mucronatus.** — Hier liegt partielle Apomeiosis und Apomixis vor (CARANO 1919, 1920). CARANO zeigte auch, dass wenn Meiosis vorlag, immer eine vierkernige Coenomakrospore sich ergab. Die spätere Entwicklung scheint sich durch eine weitgehende Instabilität zu kennzeichnen. Es kommen fertige Embryosäcke mit einer zwischen acht und zwanzig schwankenden Kernzahl vor. Diese Angaben habe ich nicht CARANOs Originalarbeiten entnommen, da ich keine Kenntnis der italienischen Sprache besitze, sondern SCHNARFs Büchern (1929, 1931). Man hat vermutet, dass in den Fällen, wo ein achtkerniger reduzierter Embryosack vorlag, dieser die Folge einer Entwicklung nach dem *Adoxa*-Typ war. Wenn ein reduzierter Embryosack mit mehr als 16 Kernen zustande gekommen ist, ist dies als Folge des Umstandes betrachtet worden, dass die Entwicklung eines tetrasporischen Embryosackes sich in 5 Teilungsschritten vollzogen hat, dass aber einzelne Kerne eine (die letzte?) Teilung nicht mitgemacht haben. Ich will diesen Fall jetzt nicht im Einzelnen besprechen (hier wäre eine Neuuntersuchung sehr erwünscht), sondern

behalte mir dies für eine andere Gelegenheit vor und möchte nur auf einige Tatsachen aufmerksam machen, die mich frappiert haben.

Nach CARANOS (1920) Bildmaterial kann offenbar nach der Vakuolisierung der vierkernige junge Embryosack ein ganz verschiedenes Aussehen haben. Sein Bild 124 erinnert treffend an die Fälle, die HOLMGREN bei *Anthemis* (siehe oben) und der Verf. bei *Balsamita* (siehe Nr. 52) gefunden haben. Wegen des degenerierten Aussehens der drei unteren Sporenkerne ist es äusserst unwahrscheinlich, dass diese letzteren die Fähigkeit zur Teilung besitzen. Wahrscheinlich ist nur der oberste Sporenkern teilbar. Folgt nun eine Entwicklung wie diejenige bei *Anthemis tinctoria* und *Pyrethrum balsaminatum*, so ist die Folge davon, je nachdem die drei Sporenkerne resorbiert werden oder ob einer, einige oder alle intakt bleiben, ein reifer Embryosack mit acht bis elf Kernen, natürlich unter der Voraussetzung, dass die Antipodenkerne keine sekundären Teilungen erfahren. Ich halte diese Entwicklung hier für sehr wahrscheinlich, ganz besonders deshalb, weil ja, wenn sich Embryosäcke mit mehr als 16 Kernen gebildet haben, fünf Teilungsschritte stattgefunden haben müssten. Die achtkernigen Embryosäcke als Ergebnis einer *Adoxa*-Entwicklung zu erklären, ist demnach nicht die einzige Lösung. Das Vorliegen des *Adoxa*-Typs bei *Erigeron Karwinskianus* var. *mucraonatus* ist also nicht nachgewiesen.

54. **Leontodon hispidus.** — Möglicherweise kommt hier bisweilen als Abnormität das *Adoxa*-Schema vor (vgl. FAGERLIND 1938).

55. **Alisma plantago.** — Im Gegensatz zu SCHAFFNERS (1896) Angabe des *Adoxa*-Typs liegt hier der *Scilla*-Typ vor (vgl. MAHESHWARI 1938). Die primäre Entwicklung war jedoch von SCHAFFNER kaum beschrieben worden.

56. **Limnocharis emarginata.** — HALL (1902) gab hier die *Adoxa*-Entwicklung und das Vorkommen einer früh degenerierenden Deckzelle an. Da bei nahestehenden Typen der *Scilla*-Typ und das Fehlen einer Deckzelle vorliegt, muss man JOHRI (1936) zustimmen, wenn er sagt: »What he regards as tapetal cell and megaspore mother cell are really the *two cells formed after the heterotypeic division of the hypodermal megaspore mother cell* and the lower of these proceeds to form the embryosac as in other plants which are classed under the *Scilla*-type». Der *Scilla*-Typ kann hier also als am wahrscheinlichsten betrachtet werden (vgl. MAHESHWARI 1938).

57—60. **Lilium, Fritillaria, die Tulipa-Sektion Leptostemones, Erythronium spp.** — Für diese kann der *Fritillaria*-Typ als festgestellt betrachtet werden (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

61. **Tulipa sylvestris und andere Arten der Sektion Eriostemones.** —

Bei *Tulipa sylvestris* fand BAMBACIONI-MEZZETTI (1931) eine sehr eigentümliche Embryosackentwicklung. Die Vakuolenbildung fand oft schon in der E. M. Z. statt. Sämtliche Kernteilungen erfolgten hauptsächlich im oberen Pol. Diese Teilungen waren der Anzahl nach nur 3 und führten zur Bildung von 8 Kernen. Vor diesem Stadium bildeten sich in der Regel keine verbleibenden Zellwände. Das Ergebnis der Entwicklung war ein tetrasporischer Embryosack mit 7 Zellen im oberen Pol, von denen eine als Eizelle zu erklären ist, und einem oberen Polkern, der unmittelbar unter der Siebengruppe angetroffen wurde. In meiner

früheren Zusammenstellung wies ich darauf hin, dass im Hinblick auf BAMBACIONIs grosse Sachkenntnis kein Grund dafür vorhanden ist, eine falsche Erklärung zu vermuten. Ich äusserte stattdessen den Verdacht, dass es sich vielleicht um einen abnormen, nur bei einem bestimmten Stamm oder Individuum auftretenden Verlauf gehandelt hat. Dieser Verdacht ist durchaus nicht berechtigt, da BAMBACIONI drei verschiedene *Tulipa sylvestris*-Stämme untersucht hat und da möglicherweise alle *Tulipa*-Vertreter der Sektion *Eriostemones*, zu der *sylvestris* gehört, sich in derselben Weise entwickeln. Schon von GUIGNARD (1900) wurde nämlich nachgewiesen, dass der Embryosack von *Tulipa sylvestris* mit einer Abweichung diesen Bau hatte. GUIGNARD gab nämlich an, dass sich gar keine Wände bildeten, sondern dass der Embryosack nur freie Kerne enthielt, von denen alle, ausser einem, dem Polkern, an der Embryosackspitze angesammelt waren. Zum selben Ergebnis wie GUIGNARD gelangte NEWTON (1925) bei der Untersuchung von acht verschiedenen Vertretern von *Eriostemones*.

Bei der *Tulipa*-Sektion *Eriostemones* läge somit eine einzigartige Form tetrasporischer, durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildeter Embryosäcke vor. Für diesen Typ kann zweckmässig die Bezeichnung *Eriostemones*-Typ angewandt werden. Wegen der Eigentümlichkeit dieses Typs halte ich jedoch zur Erlangung absoluter Sicherheit eine Nachuntersuchung für erwünscht. Leider sind die veröffentlichten Bilder der Entwicklung äusserst dürftig.

62. **Camassia Quamash.** — LEFFINGWELL (1930) gibt hier, aber in sehr kurzer Fassung, den *Adoxa*-Typ an. Nachdem die Deckzelle abgeschnürt ist, »takes free nuclear division place at once». LEFFINGWELLs Bildmaterial ist auch knapp. Ein abgebildetes Zweikernstadium weist eine grosse Vakuole zwischen den beiden Kernen auf. Aus diesem Grunde stelle ich mich äusserst skeptisch zu der betreffenden Angabe. Das Vorkommen des *Adoxa*-Typs ist also nicht in zufriedenstellender Weise nachgewiesen.

63. **Convallaria majalis.** — Nach WIEGAND (1900) ist der Embryosack hier achtkernig. Es bildeten sich zwei Dyadenzellen. Diese waren beide zweikernig. Eine zentrale Vakuole bildete sich zwischen den Kernen in der oberen Zelle, die Zellwand löste sich auf, wodurch sich ein vierkerniger Embryosack bildete, der durch seine Teilung den endgültigen Embryosack ergab. Die logische Folge dieser eigentümlichen Variante des *Adoxa*-Typs sollte ja eine Phase mit 1 + 3-Stellung sein, was in WIEGANDs Arbeit nicht erwähnt wird. SCHNIEWIND-THIES (1901) fand stattdessen den Normal-Typ. Im Gewächshausmaterial war jedoch das Ausbleiben der Wandbildung nach Teilung II nicht ungewöhnlich. Die von WIEGAND beschriebene Wandauflösung kam jedoch niemals vor. SCHNIEWIND-THIES zog den Schluss, dass WIEGAND teils falsche Erklärungen gegeben, teils abnorme Fälle beschrieben hatte. Der *Adoxa*-Typ muss hier also wohl gestrichen werden.

64—65. **Majanthemum und Smilacina spp.** — Vermutlich liegt hier nie der *Adoxa*-Typ, sondern ein 16-kerniger tetrasporischer Embryosack vor, in welchem die Antipoden rasch degenerieren. (Vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938.)

66. **Medeola virginica.** — Sowohl MAHESHWARI (1938) wie FAGERLIND (1938) vermuten, dass hier der *Fritillaria*-Typ vorliegt.

67. **Gagea lutea.** — Der *Fritillaria*-Typ kann hier als so gut wie sicher festgestellt betrachtet werden (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

68. **Aloë spp.** Unveröffentlichte von SCHNARF und WUNDERLICH gewonnene Ergebnisse zeigen, dass der Normal-Typ vorliegt. (Vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

69. **Cyanastrum Johnstoni.** — Dass meine skeptische Einstellung zu der Ansicht über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs hier berechtigt war, wird durch unveröffentlichte von STENAR und NIETSCH in dieser Gattung vorgenommene Untersuchungsergebnisse bestätigt. Nach MAHESHWARI (1938) haben diese beiden Forscher den Normal-Typ gefunden.

70. **Tillandsia usneoides.** — BILLINGS (1904) fand in wenigen Fällen, dass keine Wände zwischen den Tetradenkernen entstanden. Dass in diesem Fall eine *Adoxa*-Entwicklung die Folge ist, ist nicht nachgewiesen worden.

71—75. **Cooperia Drummondi, Nerine curvifolia, Amaryllis bella donna, Bophane disticha.** — Gründe für die Ansicht, dass der *Adoxa*-Typ vorliegt, fehlen hier ganz (vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

76. **Haemanthus Catharinae.** — Der Normal-Typ ist hier so gut wie sicher (vgl. FAGERLIND 1938).

77. **Cyrthanthus sanguineus und parviflorus.** — Die Entwicklung folgt hier ganz bestimmt nicht dem *Adoxa*-Schema (vgl. FAGERLIND 1938). MAHESHWARI (1938) ist auch der Ansicht, dass dies wahrscheinlich ist, da STIFFLER (1925) für die Art *parviflorus* den Normal-Typ nachgewiesen hätte. Dies ist jedoch ein Irrtum. STIFFLER glaubte den *Adoxa*-Typ nachgewiesen zu haben. Er schreibt: »The product of the heterotypic division is the 2-nucleate embryosac with a large vacuole in the center between the nuclei (Abb. 3)». Aus STIFFLERs Bildmaterial geht hervor, dass er sich geirrt hat (vgl. FAGERLIND 1938).

78. **Costus spp.** — Die Ansicht über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs ist, hier, auf die Ergebnisse von HUMPHREY's Abhandlung (1896) basiert, unberechtigt (vgl. FAGERLIND 1938). Die Ansicht konnte als vollständig widerlegt betrachtet werden, seit BANERJI und VENKATESWARLU (1936) die Anwesenheit von vierzelligen Tetraden bei *Costus speciosus* nachgewiesen hatten.

Die Angabe über das Vorkommen des »*Lilium*»-Schemas ist jedoch kürzlich von MAURITZON (1936) in seiner Darstellung über den Samenbau und die Embryologie bei den *Scitaminae* bestätigt worden. Die Behandlung der Familie *Zingiberaceae* beginnt mit einer Zusammenfassung der gewonnenen Ergebnisse. Über *Costus igneus* heisst es hier: »Embryosackentwicklung nach dem *Lilium*-Typus». Liest man jedoch den Bericht über die Forschungsergebnisse selbst, so findet man dort folgende Bemerkung: »Die Embryosackentwicklung erfolgt bei den Arten der Unterfamilie *Zingiberoideae*, bei denen die Tetrade studiert worden ist, nach dem Normal-Typus, aber bei *Costus igneus* dagegen mit grösster Wahrscheinlichkeit nach dem *Lilium*-Typus; also ein weiterer Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien. — HUMPHREY (1896, S. 22) hat über eine *Costus*-Art geschrieben: 'The mother-cell of the embryo-sac enlarges as the ovule grows, but does not divide further and thus becomes itself the definitive embryo-sac',

was SCHNARF (1931, S. 271) als *Lilium*-Typus deutet, 'wenn die Darstellung von HUMPHREY richtig ist'. Ich habe viel Zeit darauf verwendet, die Embryosack-Entwicklung bei *Costus igneus* zu studieren und hierbei meine Präparate nur in der Weise deuten können, dass die oben zitierte Darstellung auch ganz auf diese Art passt.» Aus dem obenstehenden Zitat geht hervor, dass MAURITZON selber nicht der Ansicht ist, dass er das Vorkommen des *Adoxa*-Typus befriedigend nachgewiesen hat. Dessen ungeachtet erklärt er freimütig, dass das Vorkommen des Normal-Typus bei den *Zingiberiodeae*, des *Adoxa*-Typus bei den *Costoideae* einen neuen Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien bildet. MAURITZONs Angaben machen eine Neuuntersuchung von *Costus* notwendig.

Um eine Neuuntersuchung vornehmen zu können, fixierte der Verfasser Material von einer *Costus*-Art im Hortus Bogoriensis, nämlich *Costus cylindricus*. Irgendwelche Schwierigkeiten, eine Entwicklung nach dem Normal-Typus festzustellen, waren hier nicht im geringsten vorhanden. Die Entwicklung wird unten beschrieben.

Zwei Integumente umgeben einen Crassinucellus. Schon in einem frühen Stadium trennt die subepidermale primäre Archesporzelle eine Deckzelle ab, wobei jene in eine E. M. Z. übergeht (Abb. 12 a). Während die E. M. Z. sich der Länge nach ausdehnt, wird die Deckzelle durch senkrechte Wände geteilt (Abb. 12 b). In der E. M. Z. fehlen immer Vakuolen. Ihr Kern weist, wie dies ja immer die Regel ist, während einer langen Periode meiotische Prophasenstadien auf, welche schon wahrgenommen werden können, wenn die Deckzelle noch ungeteilt ist. Durch die meiotischen Teilungen entstehen vier durch Wände von einander getrennte Sporen (Abb. 12 c). Die unterste Spore wächst zu einem Embryosack aus, der schliesslich achtkernig wird. Der reife Embryosack hateine charakteristische Form, sein oberes Ende ist nämlich blasenförmig aufgeschwollen, während das untere schmaler und zylinderförmig ist (vgl. Abb. 12 e). Die Antipoden bestehen aus drei kleinen Zellen. Die Synergiden sind mit deutlichen »Haken» ausgerüstet.

Während der Entwicklung des Gametophyten haben sich in den somatischen Teilen der Samenanlage verschiedene Veränderungen vollzogen. Das innere Integument streckt sich kräftig und bildet allein die Mikropyle (Abb. 12 c—e). In einem älteren Stadium beginnt sich an der Spitze des äusseren Integuments ein Arillus zu bilden. Die einfache Deckzellenschicht zerschmilzt unmittelbar nach der Sporkeimung. Degenerierte Reste derselben können jedoch selbst noch in dem Stadium, wo der Embryosack vierkernig ist, beobachtet werden (vgl. Abb. 12 d). Sehr auffallend ist die Umgestaltung, welche die Nucellusepidermis erfährt. Die Zellen derselben strecken sich mehr oder weniger, je nach ihrer Lage. Hierdurch bildet sich eine schöne »Tapete» (vgl. Abb. 12 d—e). Dieser Streckungsverlauf beginnt erst nachdem die Reduktionsteilung durchgeführt ist und der junge Embryosack sich zu strecken begonnen hat. Die Tapetenzellen sind am besten an der Nucellusspitze entwickelt. An deren obersten Ende sind sie in der Nucellus-Längsachse orientiert, weiter unten nehmen sie eine andere charakteristische mehr wagrechte Lage ein (vgl. Abb. 12 e).

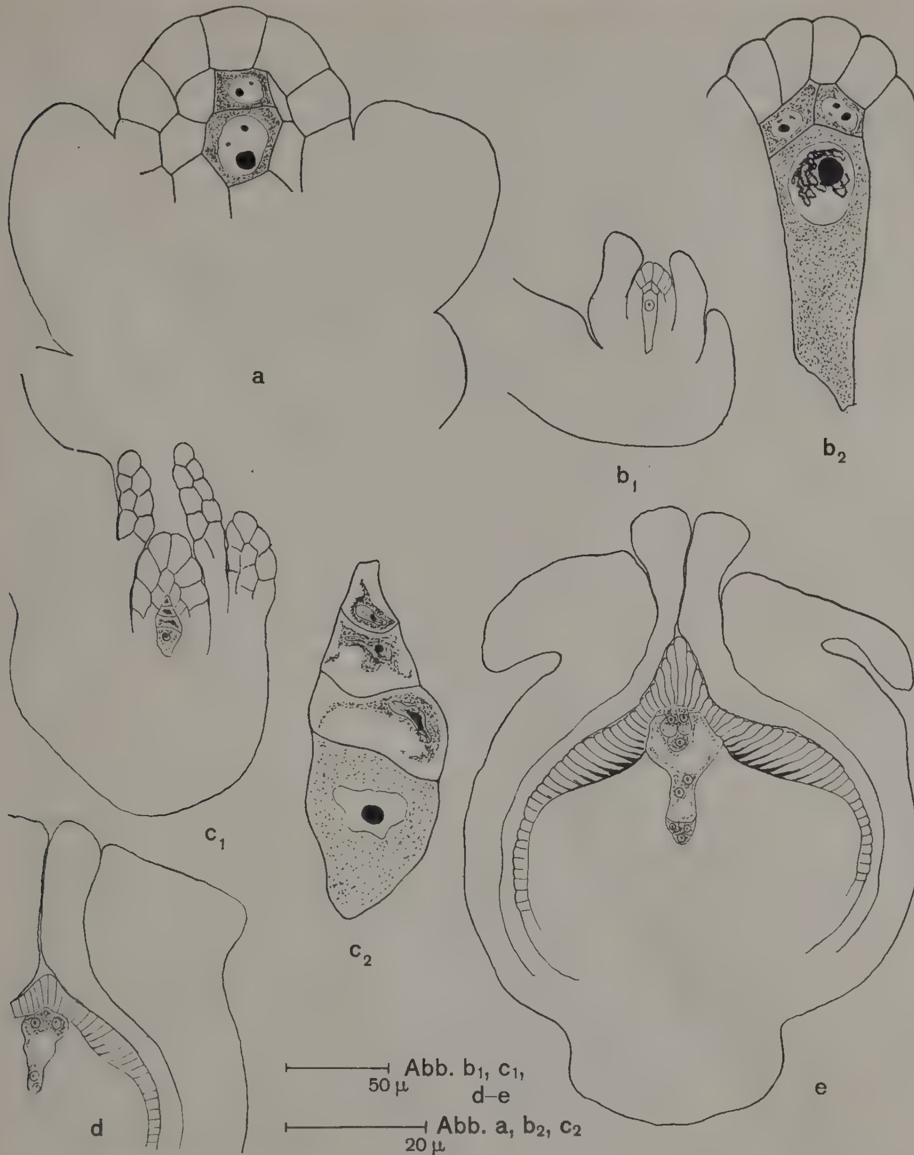


Abb. 12: *Costus cylindricus.* Abb. a: Eine Deckzelle ist abgeschnürt worden. — Abb. b: Die Deckzelle hat sich geteilt. — Abb. c: Tetradenstadium. — Abb. d: Zweikerniger Embryosack. — Abb. e: Organisierter Embryosack.

Ein bestimmter Teil der Zellen der »Tapete» besitzt, wenn der Embryosack reif ist, teilweise verdickte Wände. Solche kommen auch bei Zellen unmittelbar unter dem Embryosack vor. Hier hat sich eine »Hypostase» gebildet.

Der Normal-Typ kommt demnach tatsächlich bei *Costus* vor. Das Material des Verfassers zeigte das Vorkommen von Tetraden, wo die Zellen in einer

einfachen Reihe lagen. Anders verhielt es sich nach BANERJI und VENKATESWARLU bei *Costus speciosus* (siehe oben). Dort konnten die Tetradenzellen verschiedene »schiefe» Lagen im Verhältnis zu einander einnehmen. Die Unterschiede der zwei hierbei erzielten Studienergebnisse sind durchaus nicht erstaunlich, da bei den *Scitamineae* solche Variationen keineswegs ungewöhnlich zu sein scheinen (vgl. MAURITZONs Abbildungen).

Es fragt sich nun, ob MAURITZONs *Costus igneus* sich anders verhalten hat und ob dort wirklich der *Adoxa*-Typ vorhanden war. Zunächst muss festgestellt werden, dass der *Adoxa*-Typ hier tatsächlich nicht von MAURITZON nachgewiesen worden ist. Er wundert sich auch über das von dem sonst bei *Adoxa*-Entwicklung üblichen abweichende Aussehen, welches die beobachteten Stadien hier zeigen. Er betont, dass eine Vakuolisierung in der E. M. Z. stattfindet, bevor die Teilungen begonnen haben. Bereits jetzt dürfte sich der Verdacht erheben, dass das von MAURITZON als E. M. Z. angesehene Gebilde in Wirklichkeit der junge einkernige Embryosack nach Resorbierung der Schwesterzelle ist. Betrachtet man nun MAURITZONs Abbildungen, so steigert sich dieser Verdacht stark und wird, wenn man einen Vergleich mit meinen eigenen Ergebnissen anstellt, beinahe zu voller Gewissheit. MAURITZONs Abb. 11 E—H zeigen die Entwicklung des einkernigen Embryosackes von einer nicht vakuolisierten Zelle bis zu einer stark vakuolisierten. In keinem Fall kommt ein Kern im Prophasenstadium vor und dies obwohl die Deckzellenteilung stattgefunden hat (vgl. die obigen Ergebnisse des Verfassers). Seine Abb. 11 i und k zeigen einen zweikernigen Embryosack, der neugebildet sein muss. Die Grösse und das Aussehen der Zellen in Abb. H und andererseits i und k weichen, abgesehen von der Kernanzahl, äusserst unbedeutend voneinander ab. Es kann also als sicher festgestellt betrachtet werden, dass der Kern in Abb. H sich bald teilen wird. Wenn diese Teilung eine Meiosis wäre, müsste der Kern sich mit absoluter Notwendigkeit in irgend einem meiotischen Stadium befinden, was nicht der Fall ist. Die Meiosis hat hier also nicht stattgefunden und muss früher erfolgt sein. Mein Studienergebnis zeigt, dass, wenn die Sporenbildung stattfindet, die Epidermis des Nucellus noch nicht ihre charakteristische Umgestaltung begonnen hat. Diese Umgestaltung soll jedoch in MAURITZONs Material schon vor der Meiosis stattgefunden haben (vgl. Abb. 11 G bei MAURITZON — sowie auch die Nucellusform hier und die in meiner Abb. 12 c). Alles spricht also dafür, dass MAURITZON den jungen Embryosack fälschlich als E. M. Z. gedeutet hat, da die Schwesterzellen desselben in den von MAURITZON untersuchten Fällen vollständig resorbiert gewesen sind.

Der *Adoxa*-Typ ist also bei *Costus* gar nicht nachgewiesen worden, wahrscheinlich kommt er dort auch nicht vor. Die Forscher auf dem Gebiet der Pflanzenembryologie würden ihrer Wissenschaft einen grossen Dienst erweisen, wenn sie in Fällen, wo sie die Entwicklung nicht in befriedigender Weise verfolgen konnten, auf den Versuch verzichten würden, ihre mangelnde Kenntnis unter solchen Ausdrücken wie »mit grösster Wahrscheinlichkeit» usw. zu verbergen. Noch verwerflicher ist es, ein auf diese Weise gewonnenes Ergebnis dann als eine wirklich nachgewiesene Tatsache zu betrachten.

Durch meine Untersuchung sind auch einige andere Abweichungen von MAURITZONS Beschreibung festgestellt worden. So gibt er an, dass der reife Embryosack im Gegensatz zu dem was bei den Scingiberoideae der Fall ist, von »gewöhnlicher» Gestalt ist. In meinem Material hatte der Embryosack dieselbe Form, welche diese Unterfamilie kennzeichnete. Die Entwicklung der Tapete scheint in meinem Material mehr schön regelmässig zu sein als in dem von MAURITZON, oder hat dieser vielleicht nur schematische Bilder verfertigt, in denen die Form nicht ganz zu ihrem Recht gekommen ist?

Costus cylindricus ist aber schon früher untersucht worden (BOEHM 1931). Die fragliche Abhandlung behandelt zuerst *Nicolaia atropurpurea*, die ganz dem Normal-Typ folgt. Über *Costus cylindricus* heisst es dann, dass die Entwicklung nur in dem Umfang Abweichungen von der Entwicklung bei *N. atropurpurea* vorliegen beschrieben werden wird. Danach wird kein Wort über die Sporenbildung bei *Costus cylindricus* erwähnt, woraus man also schliessen kann, dass diese normal war.

79—84. **Verschiedene Arten der Gattungen Epipactis, Epidendrum, Gyrostachys, Orchis, Bletia und Oncidium.** — Als eine mögliche Variation kommt es bisweilen vor, dass sich keine Wände zwischen den getrennten Sporenkernen bilden. Beweise dafür, dass eine *Adoxa*-Entwicklung die Folge sein kann, fehlen (vgl. FAGERLIND 1938).

85. **Cocos nucifera.** — MAHESHWARI (1938) schliesst hier nicht die Möglichkeit aus, dass QUISUMBING und JULIANOS (1927) Angabe über den *Adoxa*-Typ hier falsch ist. Selber kommentierte ich die letztgenannte Angabe 1938 folgendermassen: »Gegen die Angaben und Abbildungen dieser Verfasser lässt sich kaum etwas einwenden, andererseits ist es aber auch nicht möglich, sie ohne weiteres als richtig zu erklären.» Es soll jedoch darauf hingewiesen werden, dass die erwähnten Verfasser in anderem Zusammenhang in der vorliegenden Arbeit *falsche* Erklärungen gegeben haben. Sie behaupten, dass die Archesporzelle keine Deckzelle abschnürt und dass sie tief unten im Nucellus angelegt wird. Diese Angabe ist natürlich falsch, was ich selber an Material vom Hortus Bogoriensis feststellen konnte. Die primäre Archesporzelle bildet sich subepidermal und es wird eine Deckzelle abgeschnürt. Die letztere teilt sich, wodurch die sekundäre Archesporzelle tief unten im Nucellus zu liegen kommt. Während der früheren meiotischen Prophasenstadien ist sie nur durch zwei Zellschichten von der Epidermis getrennt. Spätere Entwicklungsstadien konnten in meinem Material leider nicht angetroffen werden. (MAHESHWARIS (1938) Fussnote S. 399 enthält wohl eine Übertreibung).

86. **Chaemaerops humilis.** — Nach MAHESHWARI (1938) ist GIOELLI (1930) durch wenig befriedigende Untersuchungen zu dem Ergebnis gekommen, dass hier der *Adoxa*-Typ vorliegen soll. Der Verfasser hat die Originalarbeit nicht gesehen, weshalb keine Kommentare gegeben werden können.

87. **Anthurium violaceum.** — Der *Adoxa*-Typ ist hier wenig wahrscheinlich (vgl. FAGERLIND 1938).

88. **Acorus calamus.** — Hier liegt sicher nicht der *Adoxa*-, sondern der Normal-Typ vor. (Vgl. MAHESHWARI 1928, FAGERLIND 1938).

89. **Aglaonema spp.** — Nach verschiedenen Arbeiten hat CAMPBELL (1912) — die Originalarbeit konnte nicht eingesehen werden — hier eine modifizierte *Adoxa*-Entwicklung gefunden. Von den vier Kernen in der Coenomakrospore soll nur einer den nächsten Teilungsschritt mitmachen, woraus sich dann ein fünfkerniger Embryosack ergeben soll. Diese Angabe, die wohl als falsch anzusehen ist, hat kaum jemals Glauben gefunden.

90. **Riccardia africana.** — Hier fand GOW (1913), dass die Nucelli in der Regel steril waren, aber die Entwicklung sonst nach dem *Adoxa*-Schema erfolgte. MICHELL (1916) wies dagegen den Normal-Typ nach. GOWS Angaben können also falsch oder durch abnormes Material bedingt sein. MAHESHWARI (1938) stellt sich ebenfalls abweisend gegenüber der Ansicht über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs an dieser Stelle und gegenüber dem von den erwähnten Verfassern untersuchten bzw. korrigierten gleichartigen Fall bei *Zantedeschia aethiopica. Z. aethiopica* und *R. africana* sind aber synonyme Bezeichnungen. Jeder von den erwähnten Verfassern hat auch nur eine Arbeit über diese Frage veröffentlicht.

91. **Lemna minor.** — Gründe für die Auffassung, dass hier der *Adoxa*-Typ vorliegt, fehlen. (Vgl. MAHESHWARI 1938, FAGERLIND 1938).

92. **Typha latifolia.** — Hier liegt nicht der *Adoxa*-Typ, sondern der Normal-Typ vor (vgl. MAHESHWARI 1938).

Aus den obenstehenden Untersuchungen geht hervor, dass tetrasporische durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildete Embryosäcke sehr selten sind. Als SCHNARF (1929) sein Handbuch schrieb, wurde angenommen, dass 5,7 % von sämtlichen damals untersuchten Angiospermen sich durch eine solche Embryosackentwicklung kennzeichnen. Dieser Embryosacktyp, den man damals *Lilium*-Typ nannte, wurde als fast ebenso häufig vorkommend betrachtet, wie der nächstkommende Embryosacktyp, nämlich der *Scilla*-Typ (6,3 %). Der Normal-Typ lag damals bei 81,3 % vor. Durch die korrigierende embryologische Forschung der letzten Jahre ist nachgewiesen worden, dass tetrasporische Embryosäcke allerdings ungefähr ebenso häufig sind wie die bisporischen, aber nur eine sehr geringe Anzahl von den erstgenannten besteht aus Fällen, wo die Entwicklung bereits nach 3 Teilungschritten abgeschlossen ist. Unter diesen kommen drei verschiedene Organisationstypen vor, nämlich:

Adoxa-Typ. Der Embryosack ist bipolar gebaut, er ist achtkernig und von normaler Organisation, d. h. ein dreizelliger Eiapparat, ein dreizelliger Antipodalapparat und 2 Polkerne sind vorhanden.

Dieser Typ ist nur bei *Adoxa* und *Sambucus* bekannt.

Plumbago-Typ. Der Embryosack ist achtkernig und von tetrapolarem Bau. Im mikropylaren Pol befindet sich eine Eizelle, im chalazalen eine Antipodenzelle. Mitten zwischen diesen beiden stehen einander gegenüber an der Wand des Sackes zwei laterale »Antipodenzellen». Es sind vier Polkerne vorhanden. — Dieser Typ findet sich bei *Plumbago* und wahrscheinlich auch bei *Ceratostigma*.

Plumbagella-Typ. Der Embryosack ist vierkernig und von bipolarem Bau. Die Kerne bilden eine Eizelle, eine Antipodenzelle und zwei Polkerne. Da das BAMBACIONI-Phänomen vorlag, sind der Antipodenkern und der untere Pol-

kern triploid. Dieser Typ ist nur bei *Plumbagella micrantha* nachgewiesen worden.

Eriostemones-Typ. Der Embryosack ist achtkernig und von monopolarem Bau. Die Kerne bilden einen siebenkernigen Eiapparat und einen freien Polkern. Dieser Typ ist charakteristisch für die *Tulipa*-Sektion *Eriostemones*. Er ist sonst nicht nachgewiesen worden. Vielleicht ist eine Neuuntersuchung notwendig um einwandfrei festzustellen, dass in keiner Weise eine falsche Erklärung gegeben worden ist.

Vor dem Abschluss dieser Arbeit ist es mir eine angenehme Pflicht, allen denen, die mir beim Sammeln des Materials behilflich gewesen sind oder in anderer Weise meine Arbeit unterstützt haben, meinen verbindlichen Dank auszusprechen. Unter diesen seien besonders erwähnt die Herren Professoren O. ROSENBERG, R. FRIES, T. LAGERBERG (Stockholm), Herr Professor N. SVEDELIUS (Uppsala), der Leiter des Treub Laboratoriums in Buitenzorg, Herr Dr. TH. VAN DEN HONERT (Buitenzorg), Herr Gymnasiallehrer N. WILLÉN, Eksjö, und Herr Amanuens E. SÖDERBERG (Stockholm).

Botanisches Institut der Universität Stockholm, November 1938.

Zusammenfassung.

1. Sämtliche dem Verfasser bekannte Angaben über das Vorkommen tetrasporischer durch drei Teilungsschritte vollständig ausgebildeter Embryosäcke sind einer kritischen Prüfung unterworfen worden. Wo dies nötig war, sind, wenn möglich, Neuuntersuchungen gemacht worden.

2. Die Anzahl der Pflanzen, die sich durch die unter 1. erwähnten Embryosäcke kennzeichnen, ist gering. Unter diesen kommen vier verschiedene Organisationstypen vor; der *Adoxa*-Typ, der *Plumbago*-Typ, der *Plumbagella*-Typ und der *Eriostemones*-Typ.

3. Der *Adoxa*-Typ (»*Lilium*»-Typ) liegt mit Sicherheit nur bei den Gattungen *Adoxa* und *Sambucus* vor.

4. Einige ältere Angaben über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs sind durch möglichst eingehende Untersuchungen geprüft worden. Die Angaben über diesen Verlauf in den Gattungen *Piper*, *Thesium*, *Carica*, *Thea*, *Limnanthes*, *Pyrethrum* und *Costus* erwiesen sich bei Neuuntersuchung als falsch.

5. *Thesium*, *Carica* und *Costus* folgen dem Normal-Typ.

6. *Thea* folgt dem *Scilla*-Schema.

7. Bei mehreren *Piper*-Arten wurde der *Fritillaria*-Typ nachgewiesen. Bei einer *Piper*-Art ist die Anwesenheit eines tetrasporischen durch vier Enwicklungsschritte vollständig ausgebildeten Embryosackes nachgewiesen, der fertig ausgebildet nur acht Kerne enthielt, obwohl das BAMBACIONI-Phänomen nicht vorlag. Die Ursache dafür ist in der Degeneration von zwei Sporenkernen in der vierkernigen Coenomakrospore zu suchen.

8. *Limnanthes Douglasii* wies einen ausserordentlich instabilen Embryosackentwicklungstyp auf. Der Embryosack hat einen tetrasporischen Ursprung, die Zahl der durchlaufenden Teilungsschritte beträgt vier. In dem fertig ausgebildeten Embryosack befinden sich nur 5—8 Kerne. Die Ursache hierfür ist, dass der untere Tochterkern in den am meisten basal gelegenen Teilungsfiguren im Embryosack während sämtlicher Phasen immer eine starke Tendenz zur Degeneration aufweist, die sich unter anderem darin äussert, dass er seine Teilungsfähigkeit verloren hat. Einer von den Kernen im basalen Pol des Embryosackes stellt daher meistens den einen Dyadenkern dar.

9. *Pyrethrum balsaminatum* hat einen tetrasporischen Embryosack. Nur einer von den Sporenkernen hat die Fähigkeit zu weiterer Teilung. Dieser bildet durch drei Teilungsschritte acht Kerne. Von den elf Kernen des Embryosacks zeigen die drei, welche aus den zurückgebliebenen Sporenkernen bestehen, eine starke Tendenz zur Degeneration.

Nachtrag.

Nach Abschluss der obenstehenden Arbeit ist eine neue Angabe über das Vorkommen des *Adoxa*-Typs veröffentlicht worden. Bei *Myoporum humile* hat DAVID (1938) diesen Typ gefunden. Da diesem Verfasser im Gegensatz zu vielen anderen, die in den letzten Jahren dazu beigetragen haben, die Zahl der bekannten Fälle des *Adoxa*-Typs zu vergrössern, der *Fritillaria*-Typ nicht unbekannt ist, da die E. M. Z. (die auch sicher eine E. M. Z. ist) bereits vakuolisiert ist, und da direkte Einwände gegen diese Arbeit nicht erhoben werden können, kann seine Angabe nicht ohne weiteres abgewiesen werden. Irgendwelche Abbildungen von Stadien zwischen einer von einer Nucellusepidermis umgebenen E. M. Z. (Abb. 2) und einem zweikernigen Embryosack mit degenerierter Nucellusepidermis (Abb. 3) sind nicht vorhanden. Es bestehen grosse Möglichkeiten dafür, dass nicht nur die Nucellusepidermis, sondern auch Schwesterzellen eines jungen monosporischen Embryosacks resorbiert sind. Dieser Fall kann daher nicht als sicher festgestellt betrachtet werden. Eine Nachuntersuchung ist notwendig.

Literaturverzeichnis.

AGHARKAR, S. P. & BANERJI, I., 1930. The development of the embryo sac in *Carica papaya*. — J. Dep. Sci. Calcutta Univ. 10.

ANDERSSON, A., 1931. Studien über die Embryologie der Familien *Celastraceae, Oleaceae* und *Apocynaceae*. — Acta Univ. Lund. Avd. 2: 27.

BAMBACIONI, V., 1928 a. Ricerche sulla ecologia e sulla embriologia di *Fritillaria persica*. — Ann. Bot. Roma 18.

—— 1928 b. Contributo alla embriologia di *Lilium candidum*. — R. C. Ac. Lincei 8.

BAMBACIONI-MEZZETTI, V., 1931. Nuove ricerche sull' embriologia delle *Gigliaceae*. — Ann. Bot. Roma 19.

BANERJI, I. & VENKATESWARLU, V., 1936. A preliminary note on the development of the female gametophyte in *Costus speciosus*. — Curr. Sc. 4.
BILLINGS, F. H., 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. — Flora 88.
—— 1904. A study of *Tillandsia usneoides*. — Bot. Gaz. 38.
—— 1933. Development of the embryo sac in *Phoradendron*. — Ann. Bot. 47.
BOEHM, K., 1931. Embryologische Untersuchungen an Zingiberaceen. — Planta 14.
BÖCHER, T. W., 1938. Zur Zytologie einiger arktischen und borealen Blütenpflanzen. — Sv. Bot. Tidskr. 32.
CAMPBELL, D. H., 1912. The embryo sac of *Aglaonema*. — Scot. Bot. Rev. 1.
CAPOOR, S. P., 1937. The life history of *Haloptelea integrifolia* (in the press).
CARANO, E., 1919. L'*Erigeron Karwinskianus* var. *mucronatus* è apogamo. — Rend. Ac. Lincei. Ser. 5. 28.
—— 1920. Nuove ricerche sulla embriologia della *Asteraceae*. — Ann. di Bot. 15.
CHIARUGI, A., 1927. Il gametofiti femmineo delle *Angiospermae* nei suoi vari tipi di construzione e di sviluppo. — Nuov. G. Bot. Ital. N. S. 34.
DAHLGREN, K. V. O., 1937. Die Entwicklung des Embryosackes bei *Plumbago zeylanica*. — Bot. Not.
DAVID E., 1938. Embryologische Untersuchungen an Myoporaceen, Salvadoraceen, Sapindaceen und Hippocrateaceen. — Planta 28.
DUCAMP, L., 1902. Recherches sur l'embryogenie des Araliacées. — Ann. Sc. Nat. Bot. 8: 15.
EKAMBARAM, T. & PANJE, R. R., 1935. Contribution to our knowledge of *Balanophora*. II. Life history of *B. dioica*. — Proc. Ind. Ac. Sc. B 1.
ELST, P. VAN DER, 1909. Bijdrage tot de kennis van de zaadknopontwikkeling der Saxifragaceen. — Diss. Univ. Utrecht.
FAGERLIND, F., 1937 a. Embryologische, zytologische und bestäubungsexperimentelle Studien in der Familie *Rubiaceae* nebst Bemerkungen über einige Polyploiditätsprobleme. — Acta Horti Bergiani 11.
—— 1937 b. Der Embryosack von *Plumbagella* und *Plumbago*. — Arkiv f. Bot. 29 B.
—— 1938 a. Bau und Entwicklung der floralen Organe von *Helosis cayennensis*. — Sv. Bot. Tidskr. 32.
—— 1938 b. Wo kommen tetrasporische, durch drei Teilungsschritte vollentwickelte Embryosäcke vor? — Bot. Not.
FRIES, M., 1936. Über die Chromosomenzahl bei zwei *Limnanthes*-Arten. — Sv. Bot. Tidskr. 30.
GÄUMANN, E., 1919. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Saxifragales. — Rec. Trav. Bot. Neerland I. 16.
GIBBS, L. S., 1907. Notes on the development and structure of the seed in *Alisnoideae*. — Ann. Bot. 21.
GIOELLI, F., 1930. Il gametofito femmineo e l'evoluzione dell'ovulo in seme in *Chaemaerops humilis*. — Lav. Ist. Bot. Palermo 2.
GOW, J. E., 1913. Observations on the morphology of the Aroids. — Bot. Gaz. 56.
GUIGNARD, L., 1885. Observations sur les Santalacees. — Ann. Sc. Nat. Bot. Ser 6. 20.
—— 1900. A l'appareil sexuel et la double fecondation dans les Tulipes. — Ann. Sc. Nat. Bot. Ser. 8. 11.
HALL, J. G., 1902. An embryological study of *Limnocharis emarginata*. — Bot. Gaz. 33.
HAUPT, A. W., 1934. Ovule and embryo sac of *Plumbago capensis*. — Bot. Gaz. 95.
HEILBORN, O., 1921. Taxonomical and cytological studies on cultivated ecuadorian species of *Carica*. — Ark. Bot. 17.
—— 1928. Taxonomical and embryological notes on *Carica*. — Acta Horti Bergiani 9.

HOLMGREN, I., 1915. Die Entwicklung des Embryosackes von *Anthemis tinctoria.* — Sv. Bot. Tidskr. 9.

HUMPHREY, J. E., 1896. The development of the seed in *Scitamineae.* — Ann. Bot. 10.

JOHANSEN, D. A., 1936. Morphology and embryology of *Fouquieria.* — Am. J. Bot. 21.

JOHNSON, D. S., 1902. On the development of certain *Piperaceae.* — Bot. Gaz. 34.

JOHRI, B. M., 1936. The life history of *Butomopsis lanceolata.* — Proc. Ind. Ac. Sc. 4.

JÖNSSON, B., 1879—80. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna. — Acta Univ. Lund.

JOSHI, P. C., 1936. Contribution to the life history of *Stellaria media.* — Proc. Ind. Ac. Sc. 3.

JOSHI, A. C. & KAJALE, L. B., 1936. A note on the structure and development of the embryo sac, ovule and fruit of *Tamarix dioica.* — Ann. Bot. 50.

KARSTEN, G., 1902. Über die Entwicklung der weiblichen Blüten bei einigen Juglandaceen. — Flora 90.

KRATZER, J., 1918. Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Cucurbitaceen auf Grund ihrer Samenentwicklung. — Flora 110.

LAGERBERG, T., 1909. Studien über die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina.* — Kungl. Sv. Vetenskapsak. Handl. 44.

LANGDON, L. M., 1934. Embryogeny of *Carya* and *Juglans*, a comparative study. — Bot. Gaz. 96.

LEFFINGWELL, A. M., 1930. Morphological study of bulb and flowers of *Camassia Quamash.* — Res. Stud. St. Coll. Wash. 2.

LELIVELD, J. A., 1935. Cytological studies in the genus *Ulmus.* II. The embryo sac and seed development in the common Dutch elm. — Res. Trav. Bot. Neerland. 32.

MAHESHWARI, P., 1938. The types of embryo sacs in angiosperms. — Th. New Phytologist 36.

MAURITZON, J., 1933. Studien über die Embryologie der Familien *Crassulaceae* und *Saxifragaceae.* — Diss. Univ. Lund.

—— 1935. Über die Embryologie der Familie der *Rutaceae.* — Sv. Bot. Tidskr. 29.

—— 1936 a. Zur Embryologie einiger *Parietales*-Familien. — Sv. Bot. Tidskr. 30.

—— 1936 b. Samenbau und Embryologie einiger Scitamineen. — Acta Univ. Lund. 31.

MICHELL, M. R., 1916. The embryo sac of *Riccardia africana.* — Bot. Gaz. 61.

MODILEWSKI, J., 1928. Die embryologische Entwicklung von *Thesium intermedium.* — Bull. Jard. Bot. Kieff. 7—8.

NAST, C. G., 1935. Morphological development of the fruit of *Juglans regia.* — Hilgardia 9.

NAWASHIN, S. & FINN, W. W., 1913. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen, *Juglans regia* und *J. nigra.* — Mem. Ac. Sc. S:t Petersb. 31 (8).

NEWTON, W. C. F., 1926. Chromosome studies in *Tulipa* and some related genera. — J. Linn. Soc. Bot. 47.

PALM, B., 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. — Diss. Univ. Stockholm.

PEROTTI, R., 1913. Contribuzione all'embriologia delle *Dianthaceae.* — Ann. di Bot. 11.

QUISUMBING, E. & JULIANO, J. B., 1927. Development of ovule and embryo sac of *Cocos nucifera.* — Bot. Gaz. 84.

ROCEN, TH., 1927. Zur Embryologie der Centrospermen. — Diss. Univ. Uppsala.

ROMANOW, I. D., 1936. Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea.* — Planta 25.

SCHAFFNER, J. H., 1896. The embryo sac of *Alisma plantago*. — Bot. Gaz. 21.
SCHNARF, K., 1929. Embryologie der Angiospermen. — Handb. d. Pflanzenanatomie von K. LINSBAUER.
—— 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. — Berlin.
—— 1936. Contemporary understanding of embryo sac development among angiosperms. — Bot. Rev. 2.
SCHNIEWIND-THIES, J., 1901. Die Reduktion der Chromosomenzahl und die folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen. — Jena.
SCHULLE, H., 1933. Zur Entwicklungsgeschichte von *Thesium montanum*. — Flora 27.
SHATTUCK, C. H., 1905. A morphological study of *Ulmus americana*. — Bot. Gaz. 40.
SHUHART, D. V., 1932. Morphology and anatomy of the fruit of *Hicoria pecan*. — Bot. Gaz. 93.
STENAR, H., 1925. Embryologische und zytologische Studien über *Limnanthes Douglasii*. — Sv. Bot. Tidskr. 19.
STIFFLER, E. G., 1925. Developement of embryo sac in *Gasteria, Cyrtanthus* and *Veltheimia*. — Bot. Gaz. 79.
TREUB, M. & MELLINK, J., 1880. Notice sur le developpement du sac embryonnaire dans quelques Angiospermes. — Arch. Neerl. Sc. 15.
USTERI, A., 1907. Studien über *Carica Papaya*. — B. D. B. G. 25.
VERMOESEN, C., 1911. Contribution a l'etude de l'ovule, du sac embryonnaire et de la fecondation dans les Angiospermes. — Cellule 27.
WIEGAND, K. M., 1900. The development of the embryo sac in some monocotyledonous plants. — Bot. Gaz. 30.
WOODROOF, N. C., 1928. Development of the embryo sac and young embryo of *Hicoria pecan*. — Am. J. Bot. 15.

Gedruckt den 5. Juni 1939.